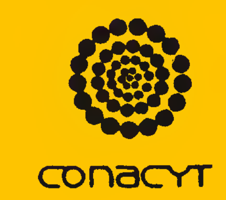
ISSN 0187-7151



ACTA BOTANICA MEXICANA

núm. 21 Abril 1993

Instituto de Ecología A.C.



CONSEJO EDITORIAL INTERNACIONAL

Acta Botánica Mexicana (1993), 21:1-6

CAMBIOS ESTACIONALES DEL MANTILLO EN EL SUELO DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO Y UNO SUBCADUCIFOLIO EN CHAMELA, JALISCO, MEXICO

ANGELINA MARTINEZ YRIZAR Y JOSE SARUKHAN

Centro de Ecología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado Postal 1354
C.P. 83000
Hermosillo, Sonora, México

RESUMEN

Se analizaron los cambios temporales del mantillo en un bosque tropical caducifolio y uno subcaducifolio en la Estación de Biología, Chamela, Jalisco, México. Colectas mensuales de mantillo mostraron que el grosor promedio de la capa de mantillo es mayor en el sitio de bosque subcaducifolio y que su tiempo de recambio es más rápido. La variación temporal del mantillo exhibió un patrón estacional. En ambos sitios, el mantillo tendió a acumularse por la caída de hojarasca durante el período de sequía, y a disminuir por descomposición durante el período de lluvias.

ABSTRACT

The present study reports on the seasonal variation of standing crop litter in a tropical deciduous and a semideciduous forest in Chamela, Jalisco, México. The amount of surface litter was, on average, higher in the semideciduous forest, where the turnover rate of standing crop litter was faster. The temporal variation in the mean amount of standing crop litter exhibited a marked seasonal pattern. Surface litter tended to accumulate during the dry season when litterfall was at its maximum, and decreased considerably as a result of decomposition during the rainy season.

INTRODUCCION

El mantillo (en inglés "surface litter" ó "standing crop litter") es la capa de residuos orgánicos que yace sobre la superficie del suelo de las comunidades vegetales. La profundidad y complejidad del mantillo en un sitio dado, están determinadas por un balance entre la caída de hojarasca y su destrucción por agentes físicos, reacciones químicas y actividad de los organismos del suelo (Facelli y Pickett, 1991). El mantillo constituye uno de los principales sitios de almacenamiento de carbono y elementos minerales en el suelo de algunos ecosistemas (Vogt et al., 1986). Es también un componente dinámico fundamental en los procesos de flujo de energía y circulación de nutrientes dentro del

ecosistema (Jordan, 1985; Vogt et al., 1986). Algunos autores han reconocido recientemente, que el mantillo puede afectar la organización y estructura de las comunidades vegetales por su efecto en la germinación de semillas, la sobrevivencia de plántulas y el desarrollo de retoños vegetativos (Sydes y Grime, 1981a,b; Vázquez Yanes et al., 1990; Facelli y Pickett, 1991).

El presente estudio forma parte de una investigación a largo plazo sobre la estructura y funcionamiento de un ecosistema natural de bosque tropical caducifolio y subcaducifolio en Chamela, Jalisco, México. Complementa los resultados de estudios previos que describen los patrones estacionales de caída y descomposición de hojarasca en los sitios de estudio (Martínez Yrízar, 1980; Vizcaíno, 1983; Martínez Yrízar y Sarukhán, 1990). Aquí analizamos los cambios temporales de la capa de mantillo en el suelo con el objeto de evaluar su descomposición y significado en la dinámica de la hojarasca dentro del ecosistema.

SITIOS DE ESTUDIO Y METODOS

El estudio se realizó en la Estación de Biología Chamela, del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, a 19° 30'N, 105° 03' W, cercana al poblado de Chamela, en la costa de Jalisco, México (para una descripción más detallada del sitio ver Bullock, 1988). Es una reserva de 1600 ha, en relieve de lomeríos con pendientes de 21° a 34° (Bullock, 1988). Los suelos son entisoles jóvenes poco desarrollados en substratos de riolitas y basaltos (E. Solís, com. pers.).

El clima es cálido y estacionalmente seco. 84% de la precipitación promedio anual (707 mm, 1977-1988) cae entre julio y octubre. La temperatura media anual es de 24.9 °C. (Bullock, 1988). La variación en la precipitación anual es alta debido a la ocurrencia de tormentas de orígen ciclónico que varían en duración e intensidad de un año a otro (García-Oliva, 1992).

El tipo de vegetación predominante es el bosque tropical caducifolio de Rzedowski (1978), excepto por pequeñas áreas de bosque tropical subcaducifolio a lo largo de los arroyos y en suelos más profundos. Se han reconocido casi 780 especies de plantas herbáceas y arbóreas en el área de la Estación (Lott, 1985). Las leguminosas y euforbiaceas son las familias más diversas. La florística y estructura de la vegetación se discuten en Lott et al. (1987).

Se eligieron dos sitios de estudio.

1) Sitio Arroyo, con una extensión de 0.42 ha, de pendiente ligera (menos de 5°)y a 60 m de altitud. El suelo es migajón arenoso, café obscuro y de 80 cm de profundidad. La vegetación es un bosque tropical subcaducifolio (Rzedowski, 1978) de 15 m de altura. Presenta 64 especies de árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor de 3.0 cm. *Cordia elaeagnoides* DC. y *Caesalpinia eriostachys* Benth. son las especies más abundantes, constituyendo 32% de los 22.5 m^2 ha^{-1} de área basal total (A. Pérez Jiménez, com. pers.). En este sitio aproximadamente 75% del dosel de vegetación permanece sin follaje durante la estación seca.

2) Sitio Ladera, con una extensión de 1.0 ha y de pendiente pronunciada (20°-40°) se localiza a una altitud de 90 m. El suelo es somero (menos de 40 cm de profundidad), con textura de arena migajosa y color café-amarillo obscuro. La vegetación es un bosque

tropical caducifolio de 6 m de alto. Presenta 53 especies arbóreas (DAP > 3.0 cm). *C. eriostachys* y *Apoplanesia paniculata* Presl son las principales especies que constituyen 20% de los 14 m^2 ha^{-1} de área basal total (A. Pérez Jiménez, com. pers.). Con excepción de algunos individuos de especies heliófilas, como *Jacquinia pungens* A. Gray y *Coccoloba liebmannii* Lindau, la gran mayoría de los individuos tiran todo el follaje en la época de sequía.

Para determinar la cantidad promedio de mantillo en pie, se muestreó aleatoriamente el suelo de cada sitio usando un anillo metálico de 20 cm de diámetro (0.0314 m^2). Toda la hojarasca contenida en el área del anillo, se recogió manualmente y se guardó en bolsas de papel. Posteriormente, las muestras se secaron en un horno ventilador a 80 °C hasta alcanzar peso constante. Se eligieron 29 puntos de colecta en el sitio Arroyo y 65 en el sitio Ladera. El número total de muestras colectadas por sitio se determinó tomando en cuenta la extensión de los mismos. Las colectas se efectuaron mensualmente durante un año a partir de marzo de 1978.

RESULTADOS Y DISCUSION

La cantidad promedio de mantillo en Chamela, para el año de estudio, fue significativamente mayor en el sitio Arroyo (10.4 ± 0.27 (error estandar) Mg ha^{-1} vs 9.0 ± 0.29 Mg ha^{-1}, en el sitio Ladera; F = 12.92, P = 0.0001). Estos valores son mayores que los señalados por Patiño (1990) para otros sitios similares dentro de la Estación (intervalo de 7.5 a 8.2 Mg ha^{-1}, n = 7). Esta diferencia posiblemente se explica si se considera que en nuestro trabajo, solamente se tamizaron las muestras, para corregir la adición de suelo mineral, que contamina el mantillo. Patiño (1990) no sólo tamizó sus muestras, sino que además las incineró en una mufla, restando también su contenido mineral.

El análisis de la variación temporal de mantillo en ambos sitios, mostró un patrón estacional estadísticamente significativo; F = 71.34, P = 0.01, (Fig. 1). Al inicio del estudio, el mantillo aumentó hasta alcanzar un valor máximo en mayo-julio. Posteriormente, la cantidad promedio disminuyó hasta un valor mínimo que coincidió con el término de la estación de lluvias en octubre-noviembre. El porcentaje de pérdida de mantillo durante este tiempo fue de 54% y 67% para los sitios Ladera y Arroyo, respectivamente (Fig. 1).

Para otros sitios de bosque caducifolio y subcaducifolio en Chamela, Patiño (1990) también registró una marcada estacionalidad en el grosor del mantillo. Cambios estacionales en otras comunidades tropicales climáticamente similares a las de Chamela han sido registrados por Madge (1965) y Hopkins (1966) en Nigeria, Lugo et al. (1978) y Cintrón y Lugo (1990) en Puerto Rico y Swaine et al. (1990) en Ghana.

No se encontró una correlación estadísticamente significativa entre el grosor promedio mensual del mantillo y la cantidad mensual de lluvia en Chamela. Esto se debe a que el grosor del mantillo en un tiempo dado, no depende únicamente de la tasa a la cual se pierde por descomposición, sino también de la cantidad de hojarasca que se añade al suelo en ese mismo intervalo (Vogt et al., 1986; Facelli y Picket, 1991). En Chamela, por ejemplo, el mantillo disminuye muy rápidamente durante los meses de lluvia, debido principalmente a la descomposición de las hojas (Martínez Yrízar, 1980). Simultáneamente, el viento y las lluvias más intensas, ocasionan un aumento en el matillo por la caída de una gran cantidad de hojas y fragmentos de ramas muertas en pie.

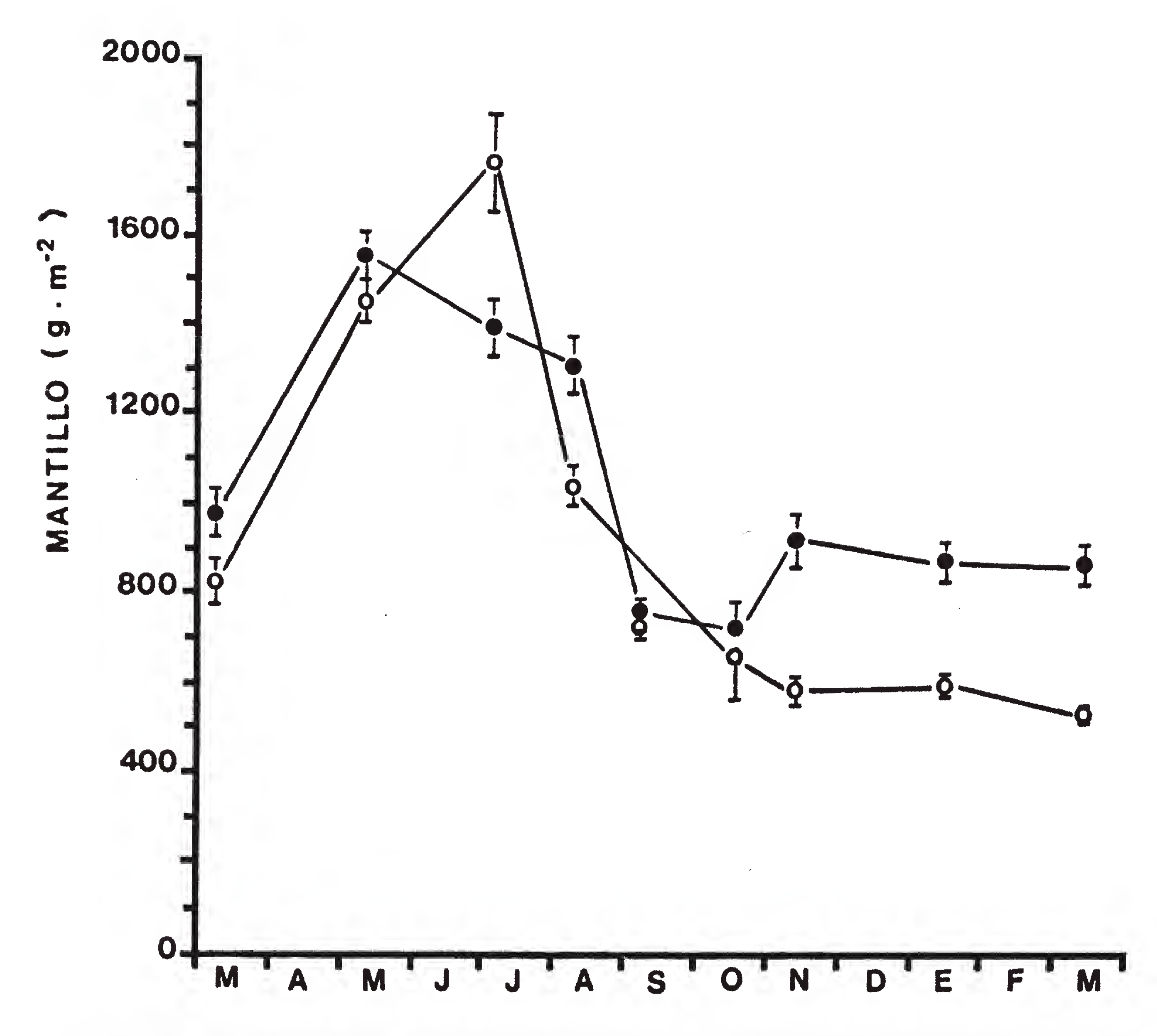


Fig. 1. Variación temporal del mantillo (g m^{-2}, peso seco, ± 1 error estandar) en el bosque tropical caducifolio (Sitio Ladera, o - o) y en el bosque tropical subcaducifolio (Sitio Arroyo, ● - ●) en la Estación de Biología, Chamela, Jalisco, México. El eje de las abscisas indica el tiempo en meses, iniciando en marzo de 1978.

La descomposición del mantillo se puede resumir calculando su tiempo de recambio en el suelo (T) usando la ecuación T = M/H, donde M es la cantidad promedio anual de mantillo en pie y H es la caída anual de hojarasca. Este valor, que es un promedio anual, debe tomar en cuenta las siguientes condiciones: 1) que las tasas de descomposición varían de la estación seca a la húmeda (Martínez Yrízar, 1980, Swaine et al., 1990) y 2) que el mantillo ha alcanzado un estado estable en el ecosistema (Olson, 1963). Los valores de T han sido muy útiles para establecer comparaciones entre sitios, y entre las distintas fracciones del mantillo, i.e. ramas, hojas, flores, etc. (Swaine et al., 1990).

En nuestro estudio, T se calculó utilizando los datos de producción anual de hojarasca (H) de Martínez Yrízar y Sarukhán (1990): H_{Arroyo} = 6.4 Mg ha^{-1} $año^{-1}$, H_{Ladera} = 4.3 Mg ha^{-1} $año^{-1}$. Para el sitio Arroyo T fue de 1.6 años, menor que el valor del sitio Ladera, 2.1 años. Esto significa que a pesar de que el mantillo en el sitio Arroyo es más grueso, y que la adición de hojarasca es significativamente mayor, su tiempo de recambio es más corto que en el sitio Ladera.

En otras localidades de bosque caducifolio en el trópico, los valores de T varían desde sitios donde el recambio ocurre en menos de un año, por ejemplo en Ibadan, Nigeria (Madge, 1965), hasta el extremo donde el recambio ocurre en tres años o más, como en el bosque de Guánica, Puerto Rico (Lugo y Murphy 1986, Cintrón y Lugo, 1990).

Diferencias entre sitios en el tiempo de residencia del mantillo en el suelo naturalmente implican diferencias en las características de circulación de nutrientes de un sitio a otro. Si T es un indicador de la tasa a la cual el reservorio de nutrientes en el suelo se abastece por descomposición, éste puede ser crítico en determinar si ocurrirá una mayor inmovilización de nutrientes por actividad microbiana (concentrando así los nutrientes en el suelo) o si ocurrirá una mayor absorción de nutrientes por las raíces de las plantas. El balance entre estos dos procesos estará afectado por la eficiencia de captación de los nutrientes por las raíces y la masa microbiana, así como por las propiedades del suelo (Vogt et al., 1986).

La interpretación de los mecanismos que afectan la dinámica de nutrientes en el suelo, se basa en estudios sobre los cambios espaciales y temporales del mantillo. Estos cambios deben integrarse a datos sobre la actividad de los organismos descomponedores, el crecimiento radicular y un inventario total de los nutrientes, para así poder inferir acerca de las características del ciclaje de nutrientes en el ecosistema.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos especialmente a los Maestros en Ciencias Ana Mendoza, Mónica Vizcaíno y Alfredo Pérez Jiménez, a los Biólogos Arturo Solís Magallanes, José Luis Alvarado y Silvia Núñez su apoyo y colaboración en varias etapas del estudio. Agradacemos al Dr. Alberto Búrquez, Dr. Luis Eguiarte y dos revisores anónimos sus valiosas correcciones al manuscrito original. Este trabajo se realizó con financiamiento del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México. El Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, brindó además todas las facilidades para trabajar en sus instalaciones de la Estación de Biología Chamela.

LITERATURA CITADA

Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, Mexico. Folia Entomológica Mexicana 77: 5-17.

Cintrón, B. B. y A. E. Lugo. 1990. Litterfall in a subtropical dry forest: Guanica, Puerto Rico. Acta Científica 4: 37-49.

Facelli, J. M. y S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. Botanical Review 57: 1-32.

García Oliva, F. F. 1992. Erosión y pérdida de nutrientes del suelo en una cronosecuencia de uso agropecuario en un ecosistema tropical estacional mexicano. Tesis Doctoral. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 154 pp.

Hopkins, B. 1966. Vegetation of the Olokemeji forest, Nigeria. IV. The litter and soil with special reference to their seasonal changes. Journal of Ecology 54: 687-703.

Jordan, C. F. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems. John Wiley. Chichester. 189 pp.

Lott, E. J. 1985. Listados florísticos de México. III. La Estación de Biología, Chamela, Jalisco. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 47 pp.

Lott, E. J., S. H. Bullock y J. A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. Biotropica 19: 228-235.

Lugo, A. E. y G. Murphy. 1986. Nutrient dynamics of a Puerto Rican subtropical dry forest. Journal of Tropical Ecology 2: 55-72.

Lugo, A. E., J. A. González-Liboy, B. Cintrón y K. Dugger. 1978. Structure, productivity and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. Biotropica 10: 278-291.

Madge, D. S. 1965. Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest. Pedobiologia 5: 273-288.

Martínez Yrízar, A. 1980. Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 126 pp.

Martínez Yrízar, A. y J. Sarukhán.1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in México over a five-year period. Journal of Tropical Ecology 6: 433-444.

Olson, J. O. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology 44: 322-331.

Patiño, M. C. 1990. Variación espacial y temporal de la capa de hojarasca (mantillo) en una selva baja caducifolia en Chamela, Jal. México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 78 pp.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F. 431 pp.

Swaine, M. D., D. Lieberman y J. B. Hall. 1990. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. Vegetatio 88: 31-51.

Sydes, C. y J. P. Grime. 1981a. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. I. Field investigations. Journal of Ecology 69: 237-248.

Sydes, C. y J. P. Grime. 1981b. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II. An experimental investigation. Journal of Ecology 69: 249-262.

Vázquez Yanes, C., A. Orozco Segovia, E. Rincón, M. E. Sánchez Coronado, P. Huante, J. R. Toledo y V. L. Barradas. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. Ecology 71: 1952-1958.

Vizcaíno, M. 1983. Patrones temporales y espaciales de producción de hojarasca en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 137 pp.

Vogt, K. A., C. C. Grier y D. J. Vogt. 1986. Production, turnover and nutrient dynamics of above-ground detritus of world forests. Advances in Ecological Research 15: 303-377.

Acta Botánica Mexicana (1993), 21:7-14

OBSERVACIONES SOBRE LOS GAMETOFITOS DE *WOODWARDIA MARTINEZII* MAXON EX WEATHERBY Y *W. SPINULOSA* MART. & GAL. (BLECHNACEAE)

Blanca Perez-Garcia y Ramon Riba

Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa
Departamento de Biología, C.B.S.
Apartado Postal 55-535
09340 México, D. F.

RESUMEN

En este trabajo se proporciona información adicional sobre la morfogénesis de la fase gametofítica de dos especies de helechos de la familia Blechnaceae. *Woodwardia spinulosa*, que se encuentra desde el norte de México hasta América Central (Nicaragua), tiene esporas de color pardo oscuro, bilaterales, elipsoidales y con perispora en forma de pliegues ondulados, irregulares y evidentes; el patrón de germinación es de tipo *Vittaria* y el desarrollo protálico de tipo *Aspidium*. A la madurez, los gametofitos son bisexuados, con anteridios y arquegonios aparentemente normales del tipo común de los helechos leptosporangiados. A los 11 meses después de la germinación se observaron esporofitos juveniles con 1 ó 2 hojas. *W. martinezii* solamente es conocida de unas cuantas localidades en los estados de Veracruz e Hidalgo, en México; sus esporas y los patrones de germinación y de desarrollo protálico son similares a los de *W. spinulosa*, aunque las esporas son de mayor tamaño. Se observaron gametofitos maduros espatulados con diferenciación de anteridios y sin rastros de arquegonios y gametofitos vegetativos, en los que hubo desarrollo de esporofitos apogámicos. El desarrollo de los gametofitos de estas dos especies concuerda con el de otros géneros de la familia Blechnaceae estudiados por otros autores.

ABSTRACT

Additional information is given in this paper on morphogenetic features of the gametophyte of two fern species of the Blechnaceae. *Woodwardia spinulosa*, growing from the North of Mexico to Central America (Nicaragua) has dark brown, bilateral and ellipsoidal spores with wavy and folded perispore; the germination pattern is of *Vittaria* type and the prothallial development is of *Aspidium* type. The mature gametophytes are bisexual, with antheridia and archegonia typical of leptosporangiate ferns. Juvenile sporophytes with one or two leaves were observed 11 months after spore germination. *Woodwardia martinezii* is only known from a few localities in the states of Veracruz and Hidalgo, Mexico; the spores and the germination and prothallial development patterns are similar to those of *W. spinulosa*, but the spores are larger. Spatulate gametophytes with antheridia and without archegonia were observed, and also vegetative gametophytes with apogamous sporophytes. The gametophyte development of these two species is consistent with other blechnaceous ferns previously studied.

INTRODUCCION

La familia Blechnaceae está representada en América por los géneros *Woodwardia*, *Blechnum* y *Salpichlaena*, este último exclusivamente americano y los dos primeros con especies también en el Viejo Mundo. En términos generales sus gametofitos tienen una configuración estructural similar, son epigeos, clorofílicos, cordiformes a alargados, con cojinete central y por lo regular bisexuados. El género *Woodwardia* cuenta con cerca de doce especies, incluyendo un híbrido americano aparentemente estéril (Mickel & Beitel, 1988); en México crecen *W. spinulosa*, *W. martinezii* y el híbrido *W. semicordata* Mickel & Beitel.

Woodwardia spinulosa es una especie neotropical que se distribuye desde el norte de México hasta Nicaragua y en este trabajo se acepta como distinta de *W. fimbriata*, de la cual la consideran sinónimo Tryon y Tryon (1982); *W. spinulosa* se diferencia por las escamas fibrilosas en el lado abaxial de la costa, venas y lámina, por carecer de glándulas de resina de color amarillo pálido en el envés y por la base cortamente decurrente de las pinnas superiores, la que en *W. fimbriata* es cordiforme. *W. martinezii* es una especie mexicana de distribución muy restringida, pues solamente se conoce de unas pocas localidades cercanas entre sí de los estados de Hidalgo (Tlanchinol y Tianguistengo) y Veracruz (Huayacocotla).

Estudios previos (Nayar et al., 1966; Stone 1961, 1969) muestran que los gametofitos de algunas especies australianas de Blechnaceae pueden distinguirse entre sí por sus rasgos morfológicos (desarrollo de pelos y tipo de margen) pero, en general, aunque hay diferencias menores entre los gametofitos de las especies estudiadas, éstas no son más significativas para los géneros de la familia Blechnaceae que para las especies de los mismos géneros.

El resultado de nuestras observaciones agrega información a la ya existente referente a la morfogénesis de la fase gametofítica de especies de la familia Blechnaceae.

MATERIAL Y METODO

Los ejemplares fértiles de *Woodwardia spinulosa* fueron recolectados en el estado de Hidalgo, México, en los alrededores de Zacualtipán a 2000 m s.n.m. en bosque mixto de pino-encino (*B. Pérez-García 987*, UAMIZ). El material fértil de *Woodwardia martinezii* se recolectó en bosque mesófilo de montaña muy alterado, en el km 147 de la carretera México-Tampico, cerca de Tlanchinol, Hidalgo, México a 1640 m s.n.m.(*R. Riba 1848*, UAMIZ). Las esporas de ambas especies se obtuvieron guardando segmentos fértiles con esporangios maduros y cerrados en sobres de papel, dejándolos secar a temperatura ambiente para propiciar su apertura por desecación en forma natural; el material así obtenido se tamizó para eliminar fragmentos de esporangios y otras impurezas.

Se sembraron esporas de cada especie con una densidad media de 1000 esporas por cm^2 en medio de Thompson con agar (Pérez-García, 1989) en cinco cajas de Petri, una de las cuales se cubrió con papel estaño para probar fotoblastismo. Los cultivos se mantuvieron en un régimen lumínico de 12 x 12 horas, a una temperatura de 20-28 °C. Las cinco cajas se mantuvieron dentro de bolsas de polietileno transparente durante todo el proceso, abriéndose solamente cada 8-10 días durante las revisiones periódicas para definir el inicio de la germinación; en cada revisión se humedeció el medio con unas cuantas gotas de agua destilada previamente esterilizada, con objeto de evitar la desecación y de propiciar el

desplazamiento de los anterozoides, cuando los gametofitos alcanzaran la madurez sexual; la caja mantenida en la oscuridad se abrió hasta los 100 días después de la siembra.

Los dibujos se hicieron mediante el uso de una cámara clara AO y las fotografías se tomaron con un fotomicroscopio Zeiss y película Plus-X de 35 mm.

RESULTADOS

Esporas. Las esporas de *Woodwardia spinulosa* y de *W. martinezii* son de color pardo oscuro, bilaterales y elipsoidales, con perispora evidente como largos pliegues prominentes e irregulares; *W. spinulosa* tiene 64 esporas por esporangio, miden 37 x 55 µm y *W. martinezii* tiene 32 esporas por esporangio, miden 50 x 74 µm (incluyendo la perispora en los dos casos).

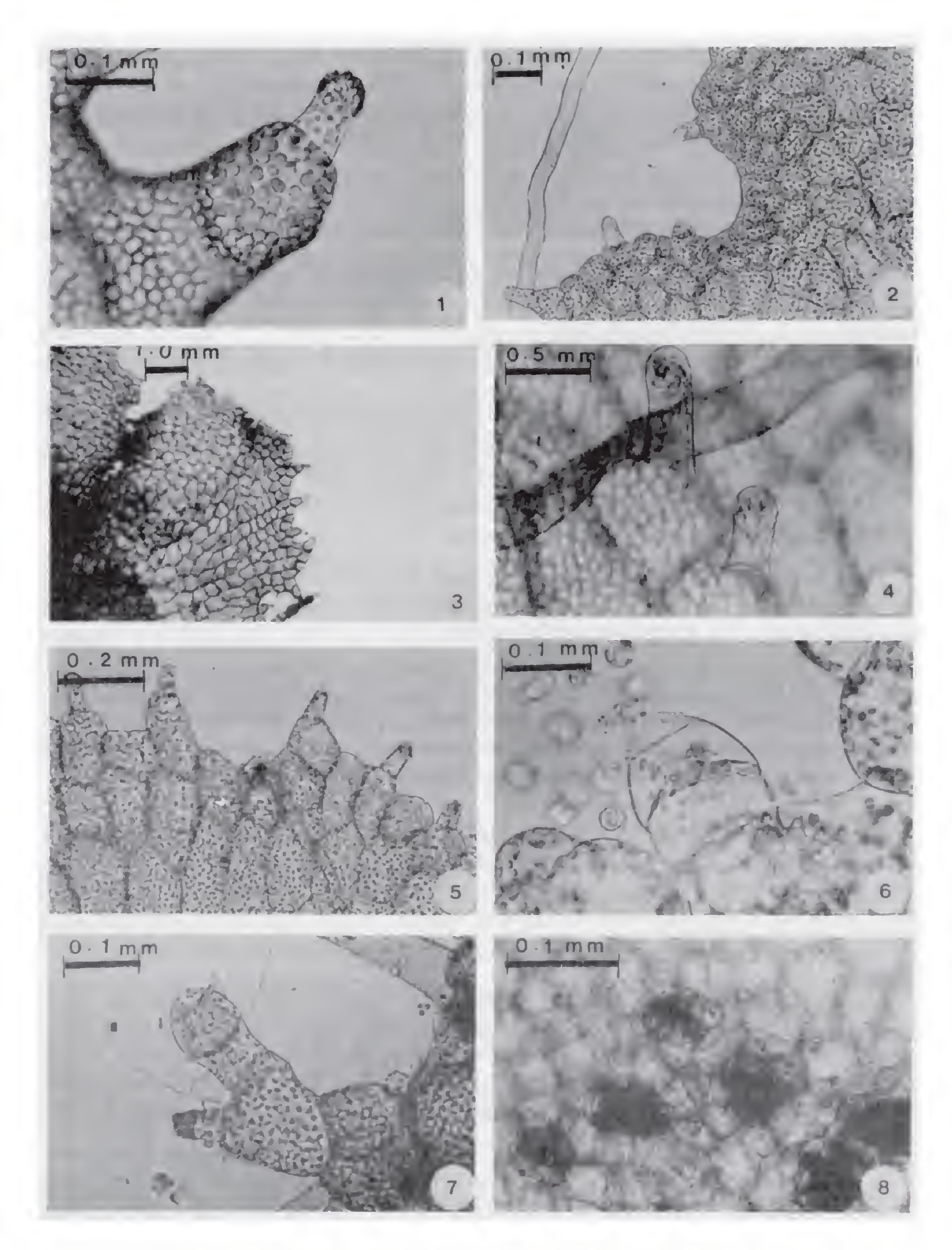
Germinación. En ambas especies, en los cultivos expuestos a la luz, la germinación es de tipo *Vittaria*, se inicia entre 4-6 días después de la siembra y subsecuentemente se forma un filamento de 2-4 células con un rizoide perpendicular originado de la célula basal. Las esporas mantenidas en la oscuridad no mostraron señales de germinación después de 100 días de sembradas.

Fase laminar. En las dos especies, a los 8 días cambia la orientación del plano de división de las células apicales y se inicia la formación del incipiente gametofito laminar; este proceso continúa y a los 20-25 días el gametofito mide 0.4-0.5 x 0.15-0.20 mm. Algunas de las células apicales forman precozmente pequeños pelos secretores (Fig. 1) con cloroplastos, el desarrollo protálico es de tipo *Aspidium*; en esta etapa se diferencia la zona meristemática pluricelular, de posición central apical entre dos alas irregulares incipientes (Fig. 2); el margen es irregular por las proyecciones celulares terminadas en pelos cortos (Fig. 3); pelos de este mismo tipo aparecen a los 25 días en ambas caras del gametofito laminar (Fig. 4).

Gametofitos adultos. A los 30 días, los gametofitos de *W. martinezii* son espatulados alargados a acintados o cordiformes, pero irregulares por el crecimiento asincrónico de los márgenes y de las proyecciones marginales pluricelulares (Fig. 5). La parte central de la lámina es más gruesa por el desarrollo de un cojinete, con numerosos rizoides de color pardo claro a pardo oscuro a todo lo largo de su cara inferior con algunos rizoides ocasionales en la cara superior.

El gametofito de *W. spinulosa* es un tanto más típico y a los 50-60 días tiende a ser cordiforme a espatulado, con los márgenes más regulares y con un pelo corto en algunas de las células marginales. Cuando los gametofitos crecen están muy aglomerados tienden a adquirir una forma acintada, crecen erectos y en ellos se diferencia gran cantidad de anteridios típicos en ambas caras y en sus márgenes. Los rizoides tienen la misma disposición que en *W. martinezii*.

Gametangios. En los gametofitos de *W. spinulosa*, entre los 3-5 meses se diferencian abundantes anteridios de posición marginal en el tercio basal (en donde por lo general se encuentra todavía la cubierta de la espora) y superficiales en la cara inferior de la lámina. Están formados por una célula basal, una anular y una opercular discoidal convexa y de menor diámetro que la célula anular. Los arquegonios se diferencian a los 3-4 meses (Fig. 8); se



Figs. 1-7. Gametofitos de *W. martinezii*. 1. Pelo secretor marginal; 2. Zona meristemática; 3. Margen irregular con derivados; 4. Pelos marginales; 5. Margen con pelos secretores; 6. Anteridio superficial abierto; 7. Anteridio marginal terminal. Fig. 8. Arquegonios de *W. spinulosa*.

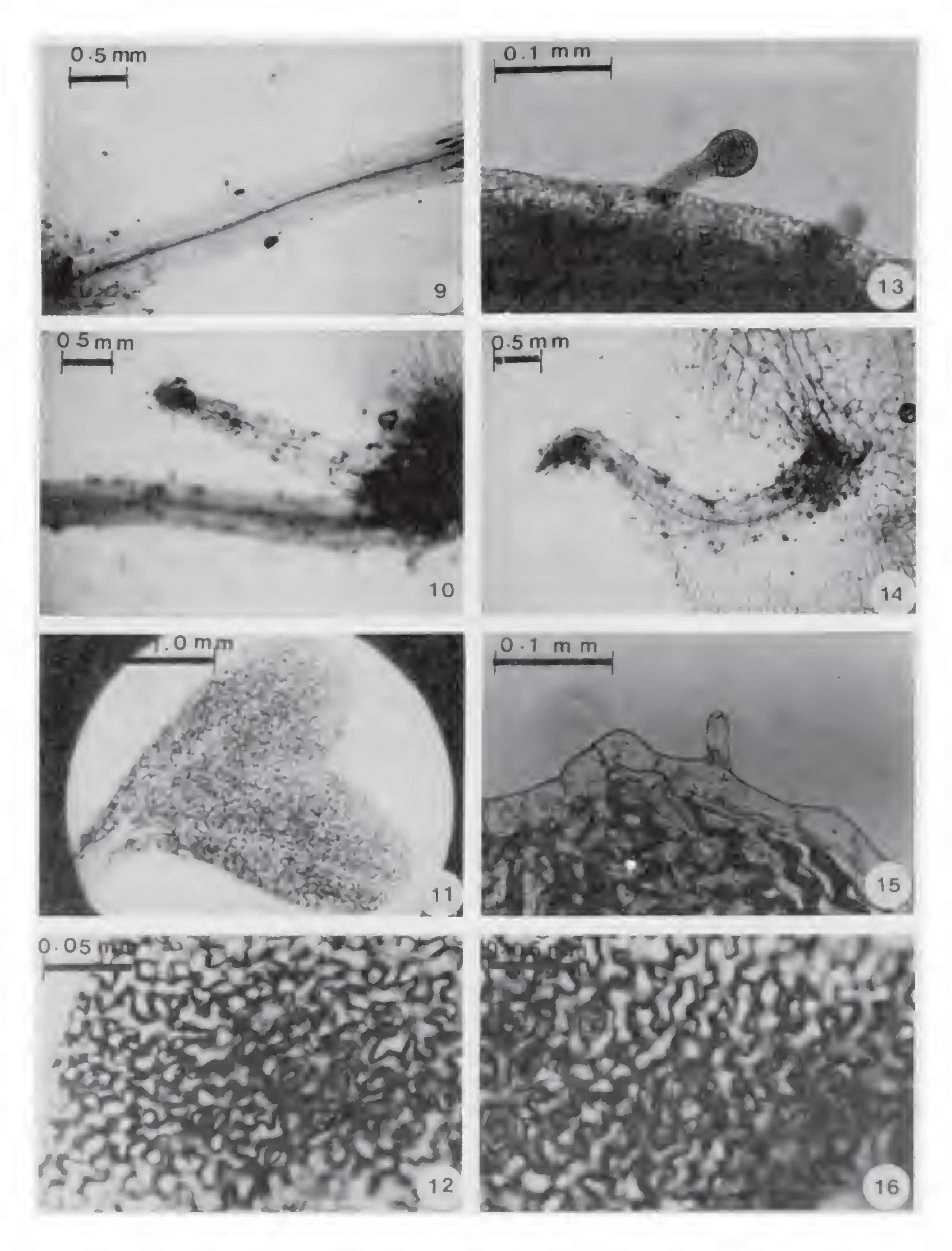
encuentran principalmente cerca de la región meristemática con los cuellos emergentes ligeramente orientados en sentido opuesto a la misma. *W. martinezii* tiene gametofitos de dos tipos: unos son alargados, de forma irregular, algo sinuosos y a los cinco meses miden 6 x 4 mm; se caracterizan por el desarrollo de numerosos anteridios (Figs. 6 y 7), similares a los de *W. spinulosa* y de posición marginal y superficial, pero carentes de arquegonios. En el otro tipo, los gametofitos tienden a ser cordiformes aunque de contorno irregular y en ellos no se diferencian anteridios ni arquegonios. En ambas variantes las células vegetativas de la lámina son isodiamétricas sin diferenciación alguna, excepto las marginales, que tienden a ser alargadas, paralelas al borde.

Esporofitos. A los 11 meses después de la germinación se observaron esporofitos jóvenes con 1 ó 2 hojas en los cultivos de *W. spinulosa* (Fig. 10). En los cultivos de *W. martinezii* a los 68 días se aprecia en el cojinete un crecimiento alargado que se diferencia en su extremo anterior en un primordio foliar (Fig. 14); éste se alarga y se ensancha en su ápice en la lámina de la primera hoja que es entera, de forma ovada a cortamente espatulada al principio y suavemente lobada al terminar su diferenciación (Fig. 11); el pecíolo y la lámina (Figs. 13 y 15) tienen pelos de dos tipos, unos unicelulares y semejantes a los del gametofito y otros de 2 a varias células cortas, ramificados irregularmente con una célula terminal roma y aparentemente glandulosa, de color pardo. En el pecíolo de la primera hoja del esporofito es posible observar por transparencia traqueidas anilladas a escalariformes formando un incipiente cordón vascular de 1-3 traqueidas de grosor que corre desde la raíz primaria hasta cerca del ápice de la hoja (Fig. 9). Este cordón vascular es simple en el primordio foliar y es una o dos veces bifurcado en la lámina de la primera hoja. Las células de la epidermis son ligeramente alargadas en el sentido de la longitud de la hoja y de contorno suavemente ondulado. Los estomas solamente se observan en la cara abaxial de la hoja. Estos últimos, así como las células epidérmicas de las hojas son similares en *W. spinulosa* y en *W. martinezii* (Figs. 12 y 16).

DISCUSION

En términos generales los gametofitos de *Woodwardia martinezii* y de *W. spinulosa* tienen el mismo patrón de desarrollo de los helechos leptosporangiados y, en particular, son semejantes a los de otras especies de Blechnaceae (Nayar et al., 1966; Stone, 1969). El desarrollo del gametofito de *W. spinulosa* no había sido estudiado hasta ahora; Stone (1969) y Nayar et al. (1966) investigaron el desarrollo del gametofito de *W. martinezii*, pero no dan la localidad original de procedencia de su material, y en ambas publicaciones indican que éste les fue enviado de Royal Botanical Gardens de Kew (Stone señala "N. America"). Nuestras plantas proceden de poblaciones silvestres del estado de Hidalgo, México.

Gametofitos. En este estudio, la germinación de las esporas de ambas especies se inició a los 4-6 días después de la siembra; Nayar et al. (1966) y Stone (1969) registran 5-7 días, 2-3 días y aun 8-10 días para el inicio de la germinación pero este lapso es variable, ya que una diferencia de 2-3 °C en la temperatura de incubación o ligeras variantes en la iluminación (distancia-intensidad) pueden retrasar o acelerar el proceso aun para una misma especie (Pérez-García y Riba, 1982), por lo que no hay diferencia significativa con nuestros resultados. El porcentaje de germinación alcanzado fue de 100% para las dos especies después de 30 días.



Figs 9-12. Esporofitos de *W. spinulosa*. Figs. 13-16. Esporofitos de *W. martinezii*. 9. Pecíolo con cordón vascular central; 10. Primera (al fondo) y segunda hoja; 11. Lámina de la primera hoja; 12. Estomas; 13. Pelo secretor del pecíolo; 14. Esporofito apogámico joven; 15. Borde de la primera hoja con pelo secretor; 16. Estomas.

En el filamento primario de *W. spinulosa* (2-4 células) frecuentemente la célula basal es la única que permanece indivisa y las subsecuentes se dividen pronto y desaparece el filamento como tal iniciándose tempranamente el crecimiento bidimensional de manera regular. En *W. martinezii* esto es menos frecuente, el filamento central desaparece pronto ya que se provoca el desplazamiento lateral de una de las células hijas de la célula basal con sus células hijas derivadas, como resultado del crecimiento y división de la otra célula que es la responsable de la formación de la zona meristemática, la que ocupará después la típica posición central.

Los gametofitos adultos en ambas especies son similares a los descritos por Stone y Nayar et al. y no adquieren la típica forma acorazonada de las especies de *Doodia, Blechnum* y de otros helechos blecnáceos y de muchos otros helechos leptosporangiados que comúnmente es reproducida en los libros de botánica. El margen es muy irregular a causa de las proyecciones pluricelulares laterales que, por lo general, terminan en un pelo apical.

Los gametofitos de *W. spinulosa* son bisexuados y a pesar de que se observaron anterozoides libres desplazándose en el medio, no hubo indicios de fecundación a los 150 días de la siembra de las esporas (véase adelante: **Esporofitos**); los anteridios tienen la constitución típica de aquellos de los helechos leptosporangiados, con una célula basal, una anular y una opercular. Los arquegonios se localizan en la región posterior a la zona meristemática, el cuello sobresale orientado hacia la región posterior del gametofito adulto, sin características distintivas definidas. *W. martinezii* forma gametofitos de dos tipos, aunque no hay diferencia en el tamaño y forma de las esporas; en un tipo se forman abundantes anteridios en ambas caras y en los márgenes, con diferenciación de anterozoides aparentemente normales mientras que el otro tipo es vegetativo y no se observan indicios de diferenciación de gametangios.

Esporofitos. Los gametofitos de *W. spinulosa* formaron esporofitos juveniles con 1 ó 2 hojas, 11 meses después de la germinación de las esporas. En los gametofitos vegetativos de *W. martinezii* se diferencian esporofitos apogámicos a partir de un engrosamiento en la parte ventral de la zona media, que fueron evidentes a los 68 días a partir de la siembra; este mismo hecho lo observó Stone (1969) pero no es mencionado por Nayar et al. (1966). La primera hoja del esporofito de las dos especies estudiadas tiene pecíolo corto y lámina pequeña ovada a cortamente espatulada, similar a la primera hoja de muchas especies de helechos leptosporangiados. Los tricomas del pecíolo son de dos tipos, pues además de aquellos similares a los del gametofito existen otros, formados por células cortas y con una ramificación en la célula basal o en la segunda. La lámina no presenta rasgos distintivos, tiene pelos marginales claviformes, epidermis con células de contorno ligeramente sinuado, estomas en la cara abaxial y mesófilo no diferenciado. La vascularización está constituida por un solo haz de 1-3 traqueidas de grosor, que se extiende desde la raíz hasta el pecíolo y se continúa hasta la lámina en donde se ramifica pseudodicotómicamente una vez; las traqueidas, aunque no del todo diferenciadas, son visibles con facilidad en material transparentado.

En resumen, el desarrollo y las características morfológicas de los gametofitos de las dos especies de *Woodwardia* estudiadas en este trabajo, son consistentes con los de otros helechos blecnáceos estudiados por Nayar et al. y por Stone, sin peculiaridades que los distingan de otras especies. Aunque el porcentaje de germinación de las esporas de *W. martinezii* es alto, su distribución restringida indica que probablemente es una especie apogámica de reciente aparición.

LITERATURA CITADA

Mickel, J. T. & J. M. Beitel. 1988. Pteridophyte flora of Oaxaca, Mexico. Mem. New York Bot. Gard. 46: 1-568.

Nayar, B. K., N. Bajpai & F. Raza. 1966. Morphological studies on some species of *Blechnum, Doodia, Woodwardia* and *Stenochlaena*: 1. The gametophytes and the juvenile sporophytes. J. Linn. Soc., Bot. 59: 405-423.

Nayar, B. K. & S. Kaur. 1971. Gametophytes of homosporous ferns. Bot. Rev. (Lancaster) 37(3): 353.

Pérez-García, B. 1989. Morfogénesis de gametofitos de helechos arborescentes (Cyatheaceae). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 224 pp.

Pérez-García, B. & R. Riba. 1982. Germinación de esporas de helechos arborescentes (Cyatheaceae) bajo diferentes condiciones de temperatura. Biotropica 14: 281-287.

Stone, I. G. 1961. The gametophytes of Victorian Blechnaceae. I. *Blechnum nudum* (Labill.) Luerss. Austral. J. Bot. 9: 20-36.

Stone, I. G. 1969. The gametophytes of the Victorian Blechnaceae. II. *Doodia aspera* R. Br., *D. media* R. Br. & *D. caudata* R. Br.: a comparison with three extra-Australian genera, *Brainea, Sadleria* and *Woodwardia*. Austral. J. Bot. 17: 31- 57.

Tryon, R. M. & A. F. Tryon. 1982. Ferns and allied plants with special reference to tropical America. Springer-Verlag, New York. 662 pp.

Acta Botánica Mexicana (1993), 21:15-21

MOVIMIENTO FOLIAR EN *LARREA TRIDENTATA* (SESSE & MOC. EX DC.) COV. EN RELACION CON LA SEQUIA Y LA EDAD DE LA HOJA

PEDRO LUIS VALVERDE

Departamento de Biología, División CBS
Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa
Apartado Postal 55-535
09340 México, D.F., México

SANTIAGO ARIZAGA Y EXEQUIEL EZCURRA

Centro de Ecología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado Postal 70-275
04510 México, D.F., México

RESUMEN

La gobernadora (*Larrea tridentata*) es una planta perenne común de los desiertos de México con hojas bifoliadas, anfiestomáticas y divaricadas. Las hojas pueden cerrar verticalmente sus foliolos y así variar su perfil con respecto a la radiación solar directa.

Un experimento de invernadero fue hecho para evaluar (a) la cantidad de movimiento foliar presente en las plantas juveniles y (b) la influencia de la sequía y la edad de la hoja en este movimiento.

En el invernadero, la apertura foliar varió significativamente con el estado hídrico del suelo, la hora del día y la edad de la hoja. Los foliolos abrieron en las primeras horas de la mañana y se cerraron al atardecer. Las plantas sometidas a estrés hídrico mostraron aperturas de foliolos significativamente menores que aquellas plantas que no lo estaban. Los foliolos de las hojas jóvenes se mostraron significativamente más cerrados que los de las hojas maduras y viejas.

ABSTRACT

The creosote bush (*Larrea tridentata*) is a common desert perennial shrub with bifoliate, amphistomatic, divaricate leaves. The leaves can vertically close their folioles and vary their profile with respect to direct solar radiation.

A greenhouse experiment was done to evaluate (a) the amount of foliole movement present in creosote saplings and (b) the influence of drought and leaf age on their movement.

In the greenhouse, foliole aperture varied significantly with the water status of soil, the hour of the day and the age of the leaf. Folioles opened in the early morning and closed in the late afternoon. Stressed plants showed foliole apertures significantly lower than those of non-stressed plants. Folioles from young leaves were significantly more closed than those from mature or old leaves.

INTRODUCCION

Las gobernadoras (*Larrea* spp., Zygophyllaceae) forman uno de los géneros más característicos de plantas de los desiertos esclerófilos en el continente americano. En un trabajo reciente (Ezcurra et al., 1991) se ha mostrado que la orientación foliar es una importante característica distintiva de las especies de *Larrea*. En dos de ellas (*L. cuneifolia* y *L. nitida*), las hojas dispuestas verticalmente permiten a las plantas evitar la exposición a la radiación solar directa del mediodía en verano. La orientación azimutal, por otro lado, permite transferir la intercepción de luz máxima a (a) las primeras horas de la mañana y las últimas del atardecer en el caso de *L. cuneifolia*, una especie subtropical de hojas orientadas al este; y a (b) el invierno y la primavera lluviosa en el caso de *L. nitida*, una planta de la Patagonia que presenta hojas erectas con caras que miran al noreste. La preferencia azimutal de cada especie está altamente correlacionada con su distribución geográfica. Un tercer taxon sudamericano, *L. divaricata*, no presenta orientación azimutal y muestra una amplia distribución geográfica.

En Norteamérica, el género *Larrea* está representado por una sola especie, *L. tridentata*, que es morfológicamente similar a su antecesor sudamericano, *L. divaricata* (Hunziker et al., 1972, 1977). Ambas presentan hojas bifoliadas, divaricadas, sin preferencia azimutal (Neufeld et al., 1988, Ezcurra et al., 1991). Comparada con el alto grado de especialización arquitectónica de *L. nitida* y *L. cuneifolia, L. tridentata* parece tener la arquitectura de una planta generalista, como su vicariante *L. divaricata* (ver Ezcurra et al., 1991).

Las hojas divaricadas en *Larrea tridentata* (y también en *L. divaricata*) pueden garantizar un cierto grado de plasticidad fenotípica, dado que pueden cerrar verticalmente sus foliolos, y regular así la cantidad de luz que interceptan (Fig. 1). Esta característica, notada por Ashby (1932, ver también Runyon, 1934), ha sido olvidada en la literatura como un rasgo arquitectónico importante de la gobernadora, debido fundamentalmente a que la distribución espacial del follaje es mucho más evidente (ver Neufeld et al., 1988). En un trabajo anterior (Ezcurra et al., 1992), determinamos en condiciones naturales (para diversos desiertos mexicanos) y experimentales, que los foliolos de la gobernadora pueden cerrarse verticalmente y de esta manera regular la intercepción de radiación solar directa. Se encontró que este movimiento foliar está fuertemente relacionado con el estado hídrico de la planta, el potencial de agua del suelo y con la hora del día. En el presente trabajo, mostramos con más detalle los resultados del movimiento foliar en plantas juveniles de gobernadora bajo condiciones de invernadero considerando el efecto de (a) la edad de las hojas y (b) el potencial hídrico del suelo.

METODOS

Se estudiaron cinco plantas de *Larrea tridentata* que se desarrollaron a partir de semillas procedentes de la región semidesértica en el estado de Querétaro (21°02'N, 99°49'O, 1350 m s.n.m., colectadas 11/18/88), en el invernadero del Centro de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (19°19'N, 99°11'O, 2234 m s.n.m.). Todas las plantas tenían trece meses de edad en el momento del estudio. Las hojas de cada planta se clasificaron en tres categorías de acuerdo con su proximidad al ápice: (a) hojas jóvenes, (b) hojas maduras y (c) hojas viejas. Las hojas jóvenes tenían aproximadamente un mes de edad y se localizaban próximas al ápice, mientras que las viejas tenían trece meses de edad y

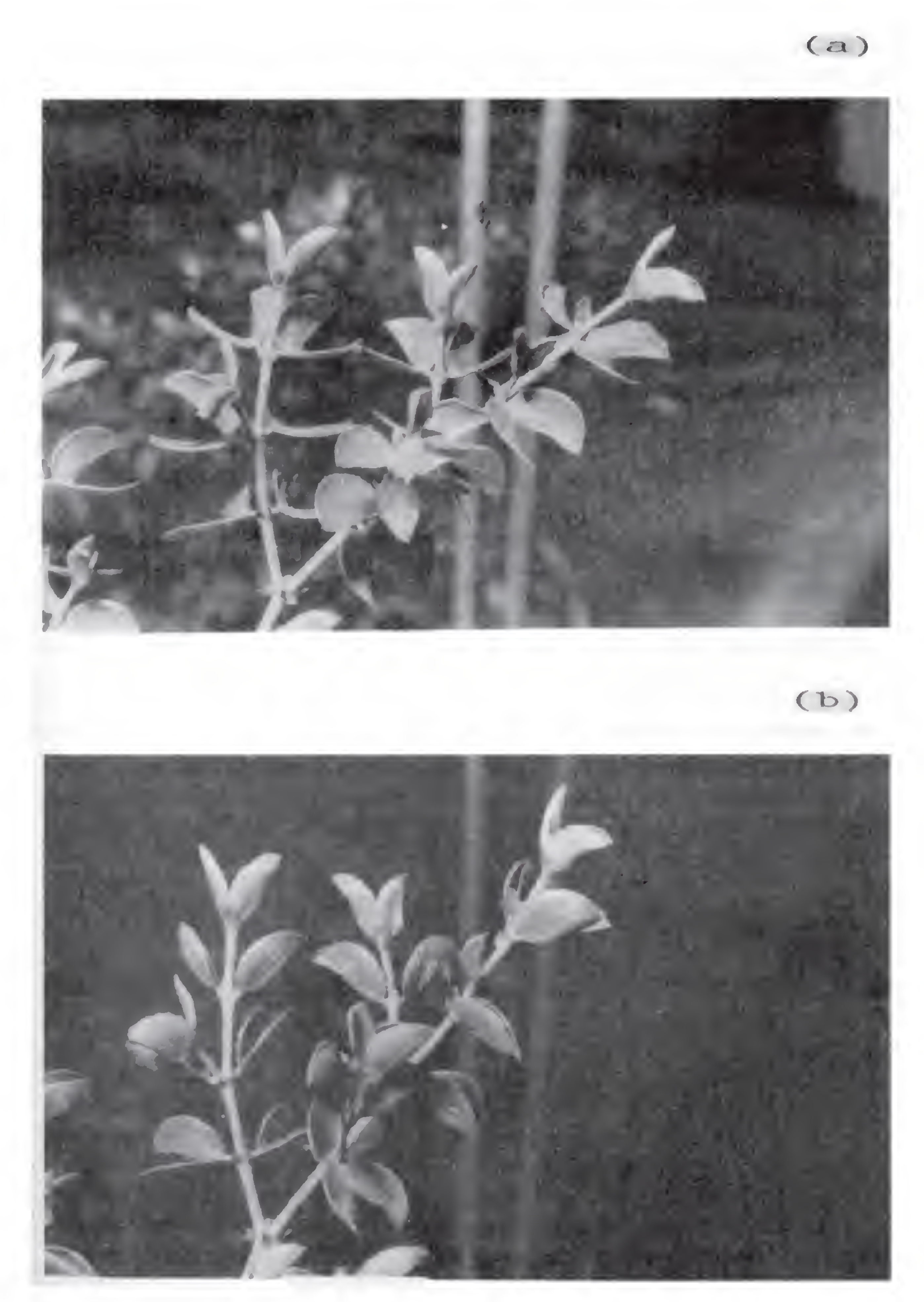


Fig. 1. Foliolos maduros de *Larrea tridentata* (a) abiertos en la mañana (12 horas), y (b) cerrados en el atardecer (20 horas).

estaban lejos del ápice. Las hojas maduras ocupaban una posición intermedia a lo largo de los tallos. Se seleccionaron aleatoriamente dos hojas por planta dentro de cada categoría totalizando una muestra de seis hojas por planta. Un total de 30 hojas fueron muestreadas (5 plantas X 3 edades de la hoja X 2 réplicas).

El ángulo entre los foliolos de las 30 hojas seleccionadas fue medido cada hora, de las 7.00 a las 19.00. Las mediciones se realizaron en dos períodos diferentes. La primera serie de mediciones se efectuó el 14 de julio de 1989, cuando todas las plantas estaban sujetas a estrés hídrico al eliminar el riego las dos semanas anteriores. La segunda serie de mediciones se realizó el 14 de agosto, después de un mes de riego adecuado. Adicionalmente, las plantas en esta segunda medición habían sido regadas el día anterior a capacidad de campo del suelo.

Por lo tanto, cada serie de mediciones representa un nivel diferente en la disponibilidad de agua. Debido a la dificultad de desarrollar un gran número de plantas simultaneamente en el invernadero, el tratamiento de estrés hídrico se realizó con las mismas plantas que un mes más tarde fueron sujetas al tratamiento de riego. La cuantificación del potencial agua en el suelo se determinó por psicrometría (Turner, 1981), mediante el microvoltímetro HR-33T y la cámara de muestreo C-52 (Wescor, Inc., Logan, Utha, USA). Esta determinación se realizó a tres profundidades y en dos sitios diferentes en 2 de las 5 macetas utilizadas para estudiar el movimiento foliar.

Debido a que el ángulo entre los foliolos varió en todos los casos entre 0° y 160°, las diferencias entre la estadística circular y la convencional fueron insignificantes (Batschelet, 1981). Dentro del intervalo observado, mayores valores angulares representan necesariamente una mayor separación entre foliolos (para más detalles sobre este aspecto metodológico ver Ezcurra et al., 1992). Así, para simplificar el análisis y la interpretación, se empleó la estadística convencional. Se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) para evaluar el efecto de las tres variables bajo estudio (hora del día, edad de la hoja y estado hídrico) sobre la apertura de los foliolos.

RESULTADOS

El potencial hídrico del suelo después de suspender el riego durante las dos semanas anteriores, mostró valores sumamente bajos (en todos los casos las lecturas fueron menores del valor mínimo detectable por el microvoltímetro que es de -9.6 MPa. En condiciones de campo Ezcurra et al. (1992) han medido en la gobernadora, bajo condiciones de estrés hídrico, un potencial de -8.5 MPa. Esto implica que después de suspender el riego durante dos semanas, la cantidad de agua disponible en el suelo para las plantas juveniles de gobernadora en el experimento de invernadero fue prácticamente nula. Por el contrario, después de regar a saturación el suelo se recargó de agua y el potencial hídrico adquirió un valor de cero MPa., el cual se mantuvo durante una semana.

La apertura foliar varió significativamente con el estado hídrico de la planta, la hora del día y la edad de la hoja (Fig. 2). No se encontraron diferencias significativas entre las plantas individuales. Las plantas sometidas a estrés mostraron aperturas foliares significativamente menores que las de las plantas que no lo fueron. Los foliolos siempre estuvieron abiertos cerca de su máxima apertura desde las 7.00 horas, y se mantuvieron así hasta cerca de las 16.00 horas. Después de las 16.00 horas se cerraron en 2-4 horas (Fig. 2). Finalmente, los foliolos de las hojas jóvenes estuvieron significativamente más cerrados que las hojas maduras y

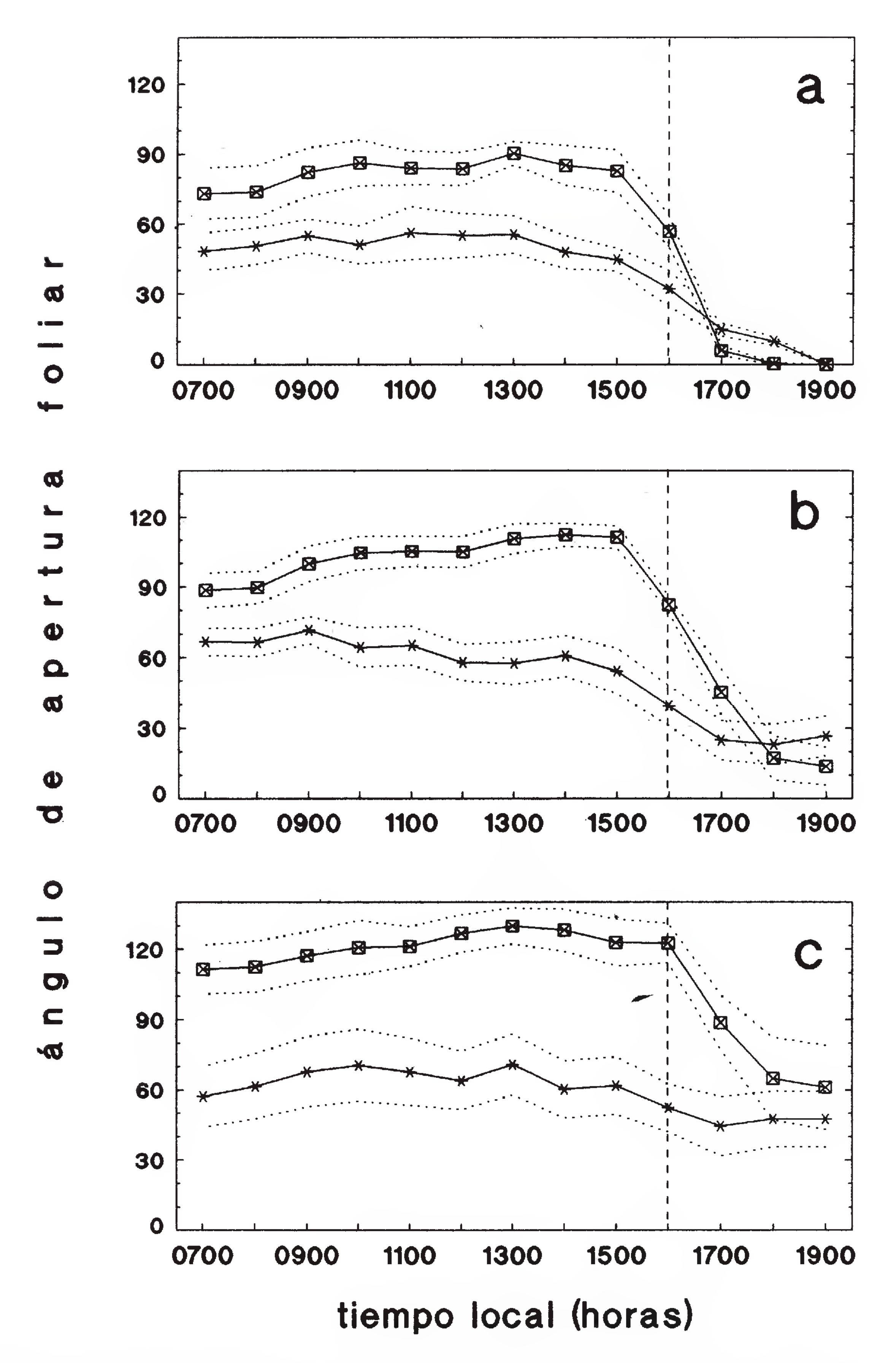


Fig. 2. Marcha horaria de los ángulos foliares de *Larrea tridentata* desarrollada en el invernadero, para (a) hojas jóvenes, (b) hojas maduras y (c) hojas viejas. Las curvas para plantas bien irrigadas se muestran mediante cuadros, y para plantas sometidas a estrés hídrico por asteriscos. Los errores estándar están señalados por líneas punteadas. El ANDEVA de esta gráfica está representado en el Cuadro 1. La incidencia de radiación en el invernadero se inició para julio y agosto a las 0530 y 0540 horas respectivamente, mientras que la ausencia de radiación directa (- - -) se presentó a las 1600 y 1554 horas respectivamente.

viejas.

Se encontraron también términos de interacción significativos entre las tres principales variables (Cuadro 1). Las plantas sometidas a estrés fueron más constantes en el tiempo, mientras que los foliolos más afectados fueron más sensibles a los cambios de hora. En las hojas más viejas el estado hídrico afectó al ángulo foliar más que en las hojas jóvenes: las diferencias entre los foliolos irrigados y no irrigados fue mayor para las hojas viejas. Por otro lado, las hojas viejas variaron menos en el tiempo que las hojas jóvenes y maduras, sus aperturas foliares fueron relativamente más constantes a través del día.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Existe una estrecha relación entre la apertura foliar y el estrés hídrico. En general, las plantas sometidas a mayor estrés muestran menor apertura entre foliolos que los individuos no afectados. La apertura foliar varía de una manera diferencial de acuerdo con la edad de las hojas. Las hojas jóvenes, en general, están más cerradas y más erectas que las hojas viejas. De esta manera, la intercepción de luz a mediodía es transferida a las hojas viejas, y la ventaja diferencial de poseer mesófilo erecto se concentra sobre las hojas jóvenes (un modelo detallado de intercepción de luz y una discusión de este problema se presenta en Ezcurra et al., 1992). Esto es particularmente cierto en plantas no afectadas, en las cuales las hojas viejas

Cuadro 1. Cuadro de ANDEVA, en el que se describe la variación del ángulo foliar en relación al estrés hídrico, hora del día y edad de la hoja (ver también Fig. 2).

Fuente	S.C.	g.l.	C:M.	F	P	r^2
Efectos principales	73815	15	4921.0	166.8	<0.0001	0.87
Estrés hídrico	22952	1	22952.0	778.0	<0.0001	0.27
Edad	14613	2	7306.5	247.7	<0.0001	0.17
Hora	36250	12	3020.8	102.4	<0.0001	0.43
Términos de interacción	10652	38	280.3	9.5	<0.0001	0.13
Estrés hidr. X Edad	2708	2	1354.0	45.9	<0.0001	0.03
Estrés hidr. X Hora	5636	12	469.7	15.9	<0.0001	0.07
Edad X Hora	2308	24	96.2	3.3	<0.0027	0.03
Modelo completo	84467	53	1593.7	54.0	<0.0001	0.99
Error	708	24	29.5			
Total	85175	77	1106.2			

tienen, en promedio, 30° de apertura foliar más que las hojas jóvenes. Las hojas viejas son probablemente más resistentes que las hojas jóvenes a este estrés adicional, dado que están más esclerosadas y, adicionalmente, se encuentran parcialmente sombreadas por las hojas jóvenes de arriba.

Cuando la disponibilidad de agua es alta, los foliolos se abren desde la mañana. Bajo estas condiciones la planta posiblemente usa mucha agua, dado que la exposición a la luz directa fotosintéticamente activa se incrementa, pero puede también interceptar más radiación (Ezcurra et al., 1992). Así, las plantas de esta especie pueden regular, a través del movimiento foliar, el uso del agua y la estrategia de intercepción de luz. El cambio del ángulo del dihedro que forman las hojas divaricadas permite a la gobernadora funcionar tanto como una planta conservadora de agua, o como una planta consumidora, sin perder sus hojas. Esto posiblemente confiere a la especie una gran plasticidad en zonas áridas: una amplia apertura foliar puede permitirle interceptar abundante radiación fotosintéticamente activa durante períodos de alta disponibilidad de agua, mientras que el cierre de los foliolos durante las temporadas calientes y secas le permite disminuir la captación de radiación directa.

RECONOCIMIENTOS

Este proyecto fué apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, México). El último autor actuó como director del proyecto.

LITERATURA CITADA

Ashby, E. 1932. Transpiratory organs of *Larrea tridentata* and their ecological significance. Ecology 13: 182-188.

Batschelet, E. 1981. Circular statistics in biology. Academic Press. London. pág. 4.

Ezcurra, E., C. Montaña y S. Arizaga. 1991. Architecture, light interception, and distribution of *Larrea* species in the Monte Desert, Argentina. Ecology 72(1): 23-34.

Ezcurra, E., S. Arizaga, P. L. Valverde, C. Mourelle y A. Flores-Martínez. 1992. Foliole movement and canopy architecture of *Larrea tridentata* (DC.) Cov. in Mexican deserts. Oecologia (Berl.) 92(1): 83-89.

Hunziker, J. H., R. A. Palacios, A. G. de Valesi y L. Poggio. 1972. Species disjuntions in *Larrea*: evidence from morphology, cytogenetics, phenolic compounds, and seed albumins. Ann. Missouri Bot. Gard. 59: 224-233.

Hunziker, J. H., R. A. Palacios, L. Poggio, C.A. Naranjo y T. W. Yang. 1977. Geographic distribution, morphology, hybridization, cytogenetics and evolution. In: Marbry, T. J., J. H. Hunziker, D. R. DiFeo (eds.). Creosote Bush. Biology and Chemistry of *Larrea* in New World Deserts. US/IBP Synthesis Series No. 6. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania. pp. 10-47.

Neufeld, H. S., F. C. Meinzer, C. S. Wisdom, M. R. Sharifi, P. W. Rundel, M. S. Neufeld, Y. Goldring y G. L. Cunningham. 1988. Canopy architecture of *Larrea tridentata* (DC.) Cov., a desert shrub: foliage orientation and direct bean radiation interception. Oecologia (Berl.) 75: 54-60.

Turner, N. C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. Plant and Soil 58: 339-366.

Runyon, E. H. 1934. The organization of creosote bush with respect to drought. Ecology 15: 128-138.

Acta Botánica Mexicana (1993), 21:23-26

PRIMER REGISTRO DE *CORCHORUS HIRTUS* L. (TILIACEAE) EN CUBA

Clara Nydia Rodriguez Cuevas

Instituto de Investigaciones de la Caña de Azúcar
Ministerio del Azúcar
Calle 160 No. 25901 entre 259 y 261
Bauta, La Habana, Cuba

Angelica Romero Manzanares

Centro de Botánica
Colegio de Postgraduados
56230 Chapingo, Estado de México, México

RESUMEN

Se registra por primera vez para Cuba a la especie *Corchorus hirtus* L. Se hace una descripción de sus características morfológicas y se le compara con *C. siliquosus*, la especie más cercana. Hasta ahora *C. hirtus*, llamada comúnmente "malva té", sólo ha sido colectada en dos Complejos Agroindustriales Azucareros "Jesús Rabí" y "Cuba Libre", de la Providencia de Matanzas, Cuba.

ABSTRACT

Corchorus hirtus L. is reported for the first time for Cuba. Its morphologic characteristics are described and compared with those of its closest relative *C. siliquosus* L. Up to now *C. hirtus* "malva té" by name, has only been collected in two Sugar Agroindustrial Complexes "Jesús Rabí" and "Cuba Libre" in the Matanzas Province, Cuba.

INTRODUCCION

Durante un estudio ecológico de las malezas que crecen en el cultivo de caña en el período lluvioso, se encontró que en dos de cinco Complejos Agroindustriales Azucareros de la Provincia de Matanzas, se presentaron ejemplares de *Corchorus* L., cuya descripción no correspondía a ninguna de las cinco especies consignadas para el país (*C. aestuans* L.; *C. olitorius* L.; *C. siliquosus* L.; *C. orinocensis* H.B.K. y *C. hirsutus* L.), las cuales habitan preferentemente en lugares yermos y costeros (Sauget y Liogier, 1974). Las especies más similares a la planta en cuestión parecían ser *C. siliquosus* y *C. orinocensis*.

METODO

Se colectaron ejemplares de *Corchorus* que se trataron de identificar con la Flora de Cuba de Sauget y Liogier (1974). Posteriormente se compararon con material herborizado del Herbario de la Academia de Ciencias de Cuba (HAC) y del Herbario del Jardín Botánico Nacional (HAJB).

Por otro lado se hicieron observaciones con respecto a caracteres taxonómicos diferenciales, en material cultivado en invernadero a partir de semilla proveniente de los dos complejos agroindustriales azucareros donde se colectaron los ejemplares: "Jesús Rabí" y Cuba Libre" de la Provincia de Matanzas.

RESULTADOS

Los ejemplares de invernadero completaron su ciclo al término de seis meses. Las características morfológicas coincidieron con la descripción dada por Grisebach (1864) y Stahl (1936) para *Corchorus hirtus* L.

Corchorus hirtus es una planta herbácea o subarbustiva, anual, de hasta 50 cm de alto; tallo corto ramoso pubescente, con pelos simples y tricomas glandulosos; hojas alternas, de (2.5)-4-(10) cm de longitud, ovales, festoneado-dentadas con dientes iguales, pubescentes; pecíolo de 1 cm o menos de longitud; flores 2-3 axilares, fasciculadas; cáliz con 5 sépalos lineares o linear-oblongos, agudos, rojizos por fuera y amarillos por dentro, pubescentes, valvados en el botón, de 8 mm o menos de longitud; corola amarilla, pétalos de tamaño algo menor que los sépalos, obovados o espatulados; estambres de color amarillo en número de 20 o más, de longitud similar a los pétalos; ovario bilocular; estilo simple, casi de igual longitud que los pétalos; fruto en cápsula silicuosa de 3 a 5 cm de longitud, linear, poco arqueado en la base, glanduloso-hirsuto, con la punta saliente y dividido en el centro por un falso tabique longitudinal, con numerosas semillas a cada lado del tabique, longitudinalmente dehiscente.

Ejemplares examinados: CUBA: Provincia Matanzas, Calimete, Complejo Agroindustrial "Jesús Rabí", cultivo de caña de azúcar, 50 m s.n.m., junio 1985, *Clara Nydia Rodríguez s.n.* (HAC). Provincia Matanzas, Pedro Betancourt, Complejo Agroindustrial "Cuba Libre", cultivo de caña de azúcar, 175 m s.n.m., junio 1985, *Clara Nydia Rodríguez Cuevas s.n.* (HAC).

Los ejemplares identificados como *C. hirtus* colectados en los complejos agroindustriales y los cultivados en el invernadero fueron depositados en el herbario de la Academia de Ciencias de Cuba (HAC).

C. hirtus está consignada para Las Antillas y otras regiones de América Latina en su franja tropical. Su presencia en las islas Antigua, Guadalupe y Puerto Rico fue citada por Grisebach (1864) y Stahl (1936). En Norteamérica, *C. hirtus* tiene su límite septentrional en los estados de Florida, Texas y Arizona de E.E.U.U. y se extiende hacia el sur a través de América Latina (Correll y Johnston, 1970). En México se halla en los estados de Chiapas (Breedlove, 1986) y Tabasco (Cowan, 1983); además, se examinaron ejemplares de Sinaloa y Tamaulipas en el Herbario-Hortorio del Colegio de Postgraduados (CHAPA). En Centroamérica, esta especie se distribuye en Guatemala, El Salvador, Honduras (Standley y Steyermark,

1979), Costa Rica (Standley, 1937) y en Nicaragua (según ejemplares depositados en el Herbario Nacional MEXU). En Sudamérica, *C. hirtus* habita en Colombia, Venezuela, Brasil, Paraguay y Argentina (Uittien, 1966); en este último país se localiza su límite meridional.

En Cuba *C. hirtus* se diferencia de *C. siliquosus* por las características indicadas en el Cuadro 1.

Los ejemplares de *C. hirtus* de los Complejos Agroindustriales mencionados son poco abundantes en el área cañera donde prosperan, y son malezas sólo durante el período lluvioso. Se encuentran sobre suelo ferralítico de los tipos cuarcítico amarillento (Complejo Agroindustrial "Jesús Rabí") y rojizo lixiviado concrecionado (Complejo Agroindustrial "Cuba Libre"), considerados como propios de zonas tropicales, de baja fertilidad y alta permeabilidad a pesar de tener un horizonte arcilloso. El clima donde se desarrollan se caracteriza por una temperatura media anual de 25°C y una precipitación media anual de 1400 mm.

Cuadro 1. Características morfológicas distintivas de *Corchorus hirtus* y *C. siliquosus*.

Características		*C. hirtus*	*C. siliquosus*
PLANTA			
	Altura	hasta 50 cm	hasta 1 m
TALLO			
	Indumento	pubescente, pelos simples y tricomas glandulares	puberulento pelos simples y sin tricomas glandulares
HOJAS			
	Largo	(2.5)-4-(10) cm	1-5 cm
	Forma	ovales	oblongo-lanceoladas
	Base	redondeada a subcordada	redondeada a obtusa
	Margen	festoneado-dentado	festoneado
	Indumento	pilósulas	puberulentas a glabras
FLORES			
	Número	2-3	1-2
	Posición	axilares, fasciculadas	axilares solitarias
	Sépalos	rojizo-amarillentos	rojizos a rojizo amarillentos
FRUTOS			
	Longitud	3-5 cm	5-8 cm
	Forma	rostrados	obtusos
	Indumento	hirsutos	puberulentos a glabros

Por otro lado, Sauget y Liogier (1974) indican que *C. orinocencis* es una especie sólo de la Antigua Provincia de Oriente, que ocupa lugares muy húmedos y cuya presencia es más bien rara, y que *C. siliquosus* es una maleza, que preferentemente habita en lugares yermos y en terrenos de cultivo, lo que ha llevado a confundir a esta última con *C. hirtus*.

COMENTARIOS

La dificultad para diferenciar *C. siliquosus* de *C. hirtus* está dada por la semejanza en la distribución ecológica de dichas especies, y por el parecido que tienen en algunas características morfológicas; sin embargo, en poblaciones simpátricas, *C. siliquosus* tendrá mayor altura y variará de glabra a pubescente, mientras que *C. hirtus* tendrá menor tamaño y siempre será pubescente, tanto en el tallo como en las hojas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Ramona Oviedo Prieto, del Instituto de Ecología y Sistemática de la Academia de Ciencias de Cuba, y a Domingo Pérez, del Instituto de Investigaciones Fundamentales en la Agricultura Tropical, por el apoyo brindado para el uso de los herbarios (HAC) y (HAJB) respectivamente.

También merecen nuestro agradecimiento el M. en C. Mario Luna Cavazos, cuyas observaciones y sugerencias a un primer manuscrito fueron de utilidad, el revisor anónimo y el Dr. Fernando Chiang, quienes mejoraron esta nota a través de sus valiosos comentarios.

LITERATURA CITADA

Breedlove, D. E. 1986. Listados florísticos de México. IV. Flora de Chiapas. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 246 pp.

Correll, D. S. y M. C. Johnston. 1970. Manual of the vascular plants of Texas. Texas Research Foundation. Renner, Texas. 1881 pp.

Cowan, C. P. 1983. Listados florísticos de México. I. Flora de Tabasco. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 123 pp.

Grisebach, A. H. R. 1864. Flora of the British West Indian Islands. Lovell Reeve. London. 789 pp.

Sauget, J. S. y E. E. Liogier. 1974. Flora de Cuba. 2(3): 1-502. Otto Koeltz Science Publishers. Koenigstein.

Stahl, A. 1936. Estudios sobre la flora de Puerto Rico. Federal Emergence Relief Administration. San Juan de Puerto Rico. 2a. ed. Tomo I. 343 pp.

Standley, P. C. 1937. Flora of Costa Rica. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 18(2): 401-780.

Standley, P. C. y J. A. Steyermark. 1979. Flora of Guatemala. Fieldiana, Bot. 24(6): 1-440.

Uittien, H. 1966. Tiliaceae. In: A. Pulle (ed.). Flora of Suriname 3(1): 49-57, 438-441. E. J. Brill. Leiden.

Acta Botánica Mexicana (1993), 21:27-42

CONTRIBUCION AL CONOCIMIENTO DE LOS MIXOMICETOS DEL PARQUE NACIONAL LAGUNAS DE ZEMPOALA

GEMA GALINDO-FLORES
LAURA HERNANDEZ-CUEVAS
MERCEDES RODRIGUEZ-PALMA
Y
ARTURO ESTRADA-TORRES

Centro de Investigación en Ciencias Biológicas,
Universidad Autónoma de Tlaxcala
Apdo. Postal 63-389, México 28000, D.F.

RESUMEN

Se revisaron 91 ejemplares de mixomicetos recolectados en el Parque Nacional Lagunas de Zempoala, encontrándose 20 especies pertenecientes a 13 géneros. Los órdenes mejor representados en la zona fueron los Trichiales con 7 especies y los Liceales con 6. Se realizó un análisis preliminar sobre las preferencias por los sustratos que ocupan las especies y su distribución mundial. De acuerdo con dicho análisis los mixomicetos encontrados se pueden agrupar en tres categorías: especies generalistas, especies lignícolas y especies predominantemente lignícolas, pero que eventualmente pueden ocupar otros sustratos. Con excepción de *Cribraria purpurea* y *Dictydium mirabile* que sólo se conocen de zonas de clima templado y *Ceratiomyxa fruticulosa, Arcyria cinerea, Fuligo septica* y *Comatricha nigra* que tienen distribución cosmopolita, el resto de las especies estudiadas tienen amplia distribución sin poder considerarse como verdaderamente cosmopolitas.

ABSTRACT

Twenty species of Myxomycetes collected in the Lagunas de Zempoala National Park were identified. The best represented orders were the Trichiales with 7 species and the Liceales with 6 species. A preliminary analysis of substrate's preferences of the species suggests the existence of three categories: generalistic species, lignicole species and predominantly lignicole species but eventually growing over other substrates. Analysis of world distribution of these species shows that all of them have a fairly large range of distribution, with exception of *Cribraria purpurea* and *Dictydium mirabile*, which only have been reported from temperate regions and *Ceratiomyxa fruticulosa, Arcyria cinerea, Fuligo septica* and *Comatricha nigra* that are truly cosmopolitan species.

INTRODUCCION

Por sus características, los parques nacionales son áreas importantes para la conservación de nuestros recursos, de ahí el interés de conocer lo que en ellos existe (Toledo, 1988). Entre los más cercanos a la Ciudad de México se encuentra el Parque Nacional Lagunas de Zempoala, cuya vegetación se encuentra representada por bosques de *Pinus-Abies*, asociación que en nuestro país se encuentra confinada a las zonas montañosas con climas

fríos y una elevada humedad ambiental (Rzedowski, 1978). A pesar de la importancia de dicha zona, hasta el momento no se ha realizado un estudio micológico formal en ella y solamente se han dado a conocer algunas especies de hongos en forma aislada (Mendiola y Guzmán, 1973; Frutis et al., 1985; López et al., 1985). Las únicas especies de mixomicetos citadas para esta región son hasta el momento *Dictydium cancellatum* (Batsch.) Macbr. (Villarreal, 1990) y *D. mirabile* (Rost.) Meylan (Hernández-Cuevas et al., 1991).

La escasez de estudios de mixomicetos de áreas protegidas mexicanas y la importancia de las Lagunas de Zempoala como un área dedicada a la conservación de los recursos naturales, motivaron la realización del presente estudio.

AREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Lagunas de Zempoala se encuentra ubicado entre los 19° 02' 26" y los 19° 05' 00" de latitud norte y los 99° 18' 15" y los 99° 19' 16" de longitud oeste, a una altitud comprendida entre los 2 500 y los 3 000 m s.n.m., situándose en los límites de los estados de México y Morelos (Fig. 1). El clima predominante es templado subhúmedo, el más húmedo de los subhúmedos, con lluvias en verano, (C (w_2) w), de acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1988).

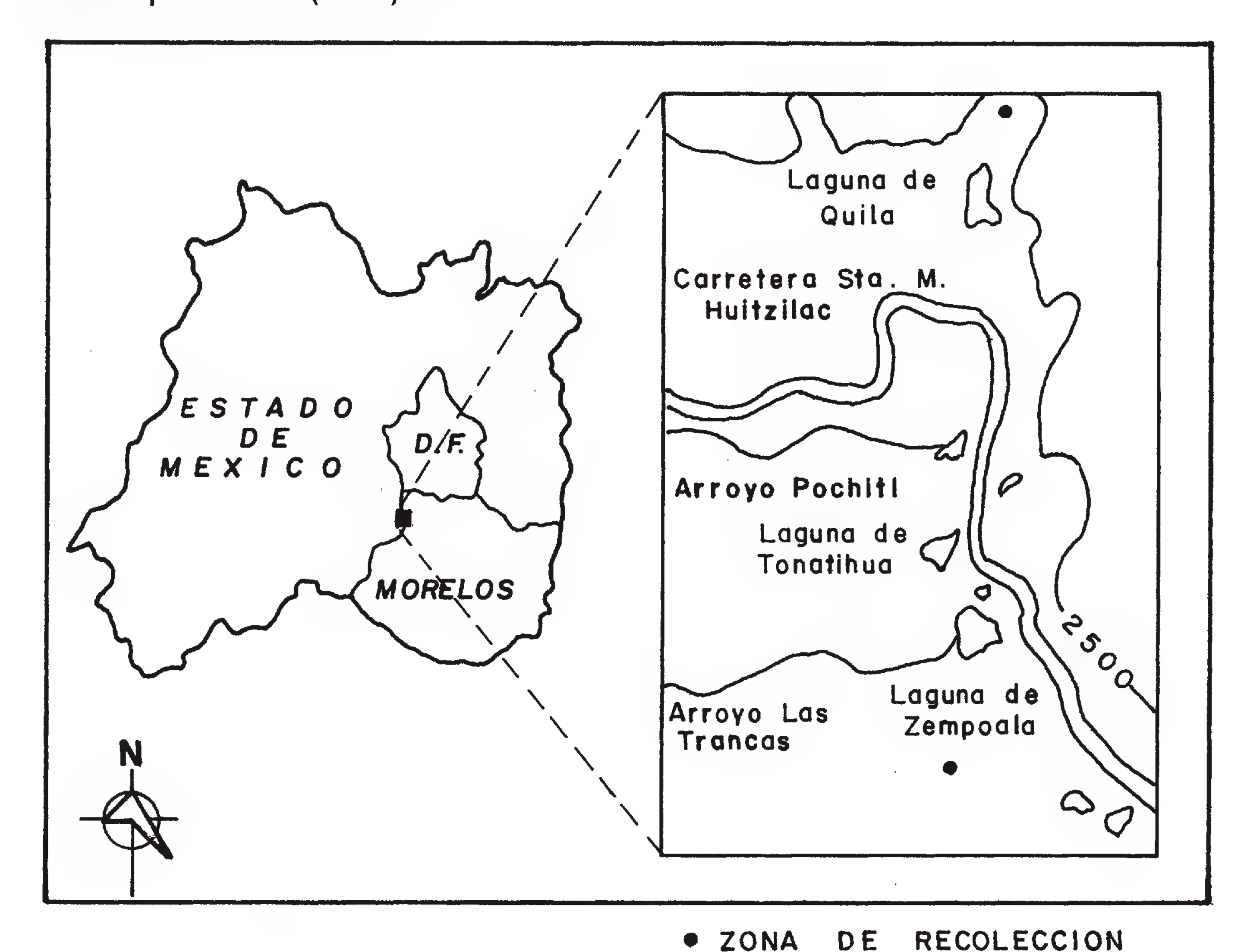


Fig. 1. Localización del área de estudio

MATERIALES Y METODOS

Los organismos se recolectaron en las zonas boscosas circundantes a las lagunas de Quila, Estado de México y Zempoala, Morelos. En cada uno de estos sitios se establecieron tres estaciones de muestreo. En la Laguna de Quila, las tres áreas seleccionadas presentaron una vegetación predominante de bosque de *Abies*, en tanto que en Zempoala los lugares de muestreo se ubicaron en bosques de *Pinus*, de *Pinus-Abies* y *Abies*.

Se realizaron un total de 4 salidas al campo entre mayo y agosto de 1987. Solamente se recolectaron los mixomicetos que se desarrollaban en troncos de árboles caídos y otros sustratos asociados a los mismos (musgos, líquenes y hongos). El material fue herborizado y determinado con base en sus características macro y microscópicas utilizando las técnicas micológicas rutinarias; las observaciones se efectuaron con lupa y microscopios de campo claro y/o de contraste de fases. La determinación se realizó siguiendo las claves de Martin y Alexopoulos (1969) y Farr (1976, 1981), y consultando las descripciones de Braun y Keller (1976), Keller y Braun (1977), Gómez-Sánchez y Castillo (1981), Trujillo et al. (1986) y Trujillo (1988).

Los colores de las estructuras fueron caracterizados con base en los atlas de Methuen (Kornerup y Wanscher, 1978) y Munsell (U.S. Department of Agriculture, 1975).

La literatura anterior y los trabajos de Welden y Lemke (1961), Welden y Guzmán (1978), Welden et al. (1961), Guzmán (1972, 1983), López et al. (1979, 1981, 1981a, 1981b), Mapes et al. (1981), Martínez-Alfaro et al. (1983), Villarreal (1983, 1990), Chacón y Guzmán (1984), Guzmán y Villarreal (1984) y Pérez-Moreno y Villarreal (1988) fueron utilizados para realizar un análisis preliminar sobre la distribución de las especies en México y su preferencia por sustratos determinados.

Para conocer la distribución mundial y los sustratos en los que se han registrado las especies estudiadas, se realizó una revisión bibliográfica exhaustiva.

El material fue comparado y corroborado con ejemplares de referencia del herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB) del Instituto Politécnico Nacional y fue depositado en el mismo herbario con algunos duplicados en la Colección Micológica del Centro de Investigación en Ciencias Biológicas (C.I.C.B.) de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

RESULTADOS

Se encontraron 20 especies de mixomicetos de las cuales 12 son nuevos registros para el Estado de México y 8 para Morelos. De este conjunto, 7 pertenecen al orden Trichiales, 6 a los Liceales, 3 a los Physarales, 3 a los Stemonitales y 1 a los Ceratiomyxales.

Las especies estudiadas se enlistan a continuación. Las marcadas con (*) representan nuevos registros para el Estado de México y las señaladas con (**) son nuevos registros para Morelos. Para cada una se anexa alguna referencia bibliográfica en la cual se encuentra incluida una descripción detallada basada total o parcialmente en especímenes mexicanos.

Hemitrichia clavata, *Physarum viride* y *Stemonitis flavogenita* se describen ampliamente ya que en la literatura revisada no existen descripciones basadas en material mexicano.

CERATIOMYXOMYCETIDAE

CERATIOMYXALES

Ceratiomyxaceae

* *Ceratiomyxa fruticulosa* (Mull.) Macbr.
Descripción: López et al., 1979.
Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Hernández-Cuevas 5, 6, 12; Rodríguez-Palma 24; Vilchis 7.* MORELOS: *Rojas 3.*

MYXOGASTROMYCETIDAE

LICEALES

Enteridiaceae

* *Enteridium lycoperdon* (Bull.) Farr
Descripción: Farr, 1976.
Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Rojas 1.*

* ** *Lycogala epidendrum* (L.) Farr
Descripción: Farr, 1976.
Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Galindo 13; Rodríguez-Palma 5, 8, 22; Vilchis, 2.* MORELOS: *Hernández-Cuevas 9; Rodríguez-Palma 21, 26; Vilchis 8, 13.*

Tubifera ferruginosa (Batsch.) Gmel.
Descripción: Trujillo et al., 1986.
Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Galindo 19; Rodríguez-Palma 23.* MORELOS: *Galindo 24; Vilchis 15.*

Cribrariaceae

* *Cribraria purpurea* Schrad.
Descripción: Trujillo, 1988.
Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Galindo 5.*

** *Dictydium cancellatum* (Batsch.) Macbr.
Descripción: López et al., 1979.
Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Hernández-Cuevas 1, 15, 24.* MORELOS: *Galindo 22; Hernández-Cuevas 17; Rodríguez-Palma 27; Vilchis 9.*

D. mirabile (Rost.) Meylan
Descripción: Hernández-Cuevas et al., 1991.
Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Hernández-Cuevas 20.*

TRICHIALES

Trichiaceae

* ** *Arcyria cinerea* (Bull.) Pers.
Descripción: Farr, 1976.
Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Vilchis 19.* MORELOS: *Hernández-Cuevas 31; Rodríguez-Palma 11.*

* *A. ferruginea* Sauter

Descripción: Braun y Keller, 1976.

El material de las Lagunas de Zempoala concuerda con la descripción de Martin y Alexopoulos (1969) excepto en la forma de los esporangios ya que en el caso de los especímenes de Zempoala son globosos y de acuerdo con dichos autores deben de ser algo alargados.

Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Hernández-Cuevas 19.*

** *A. incarnata* (Pers.) Pers.

Descripción: López et al., 1979.

Material estudiado: MORELOS: *Vilchis 22.*

* *Hemitrichia clavata* (Pers.) Rost.

Descripción: Fructificaciones esporangiadas, escasamente agrupadas, piriformes, de hasta 2.5 mm de altura total, de color café amarillento brillante (Methuen: 5D-E8), con dehiscencia irregular en la parte superior del esporangio y formando una especie de calículo en la madurez; peridio reticulado; estípite corto, hasta de 0.5 mm de altura, de color café negruzco (Methuen: 7F8), atenuado hacia la base; hipotalo membranoso, negruzco, común a todos los esporangios; capilicio de color café amarillento brillante (Methuen: 5D8), algunas veces con tonos oliváceos, no muy denso, elástico, ramificado, anastomosado, espiralado, unido firmemente a la base del esporangio, con pocas puntas libres obtusas. Esporas de color café muy pálido (Munsell: 10YR 8/3) en masa, amarillo pálido por la luz transmitida, globosas, de casi lisas a ligeramente papiladas, dando la apariencia de presentar reticulaciones cerradas débilmente marcadas, de 7.0 a 8.0 mm de diámetro.

Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Galindo 11; Hernández-Cuevas 4; Vilchis 4, 5.* MORELOS: *Rodríguez-Palma 18; Vilchis 24.*

* *H. serpula* (Scop.) Rost.

Descripción: Gómez-Sánchez y Castillo, 1981.

Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Rodríguez-Palma 3, 7.*

* ** *Trichia decipiens* (Pers.) Macbr.

Descripción: Farr, 1976.

Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Galindo 1, 2, 12; Hernández-Cuevas 2, 13; Rojas 2; Rodríguez-Palma 1; Vilchis 1, 11.* MORELOS: *Galindo 4, 7, 8; Hernández-Cuevas 3, 7, 16; Rodríguez-Palma 15, 16, 19, 20, 29; Vilchis 16.*

** *T. favoginea* (Batsch.) Pers.

Descripción: Farr, 1976.

Material estudiado: MORELOS: *Hernández-Cuevas 18; Rodríguez-Palma 17; Vilchis 20.*

PHYSARALES

Physaraceae

* *Fuligo septica* (L.) Wiggers

Descripción: Farr, 1976.
Material estudiado: MORELOS: *Estrada-Torres 2175.*

* *Physarum nutans* Pers.
Descripción: Gómez-Sánchez y Castillo, 1981.
Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Galindo 23; Vilchis 17, 21.*

* *Ph. viride* (Bull.) Pers.
Descripción: Fructificaciones esporangiadas, estipitadas, de 1.5 a 2.0 mm de altura total, gregarias, subglobosas, de color amarillo verdoso (Methuen: 1A7); peridio membranoso, hialino, con dehiscencia irregular en el ápice y regular formando lóbulos hacia la base; estípite atenuado en el ápice, de amarillo brillante a casi transparente, cubierto con limo de color amarillo limón (Methuen: 1A7); hipotalo membranoso, común a varias fructificaciones, de color rojizo muy obscuro (Munsell: 10YR 2.5/1); capilicio denso, formado por filamentos hialinos, anastomosados, con nodos fusiformes de color verde brillante (Methuen: 1A7). Esporas negras en masa, de color café pálido por la luz transmitida, globosas, de 9.0 a 11.0 mm de diámetro, equinuladas.

Muy similar a *Physarum nutans,* con la cual se confunde fácilmente en el campo y de la que se diferencia por el color brillante de los nodos de carbonato de calcio de *Ph. viride.* Dicho color se pierde fácilmente con el lavado y sólo se conserva en la porción central de los nodos, por lo cual se hace necesaria la revisión microscópica para poder distinguir entre ambas especies.

Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Galindo 16, 18; Hernández-Cuevas agos. 1, 1987; Vilchis 18.*

STEMONITOMYCETIDAE

Stemonitaceae

* ** *Stemonitis axifera* (Bull.) Macbr.
Descripción: Farr, 1976.
Material estudiado: MORELOS: *Hernández-Cuevas 18; Rodríguez-Palma 17; Vilchis 10.*

** *S. flavogenita* Jahn.
Descripción: Cuerpos fructíferos esporangiados, estipitados, de color rojizo muy opaco (Munsell: 2.5 YR 2.5/2), cilíndricos, densamente agregados formando fascículos, hasta de 6.2 mm de altura total; estípite hasta de 2.0 mm de altura, negro rojizo (Munsell: 10 YR 2.5/1), proyectándose dentro del esporangio formando una columnela que termina en el ápice donde frecuentemente forma una expansión membranosa; capilicio formado por una red delicada de filamentos que se originan en la columnela, de color café rojizo muy opaco (Munsell: 10 YR 2.5/1), con numerosas puntas libres y expansiones membranosas; hipotalo membranoso, de color café rojizo a negruzco. Esporas de color café obscuro (Munsell 10 YR 2.5/3) en masa, de color café pálido por la luz transmitida, de (6.0) 7.0 a 8.0 (9.0) mm de diámetro, finamente verrucosas.

Los especímenes mexicanos presentan esporas ligeramente más pequeñas que las mencionadaspor Martin y Alexopoulos (1969).

Material estudiado: MORELOS: *Galindo 15; Lorenzana 1.*

* *Comatricha nigra* (Pers.) Schroet.
Descripción: Gómez-Sánchez y Castillo, 1981.
Material estudiado: ESTADO DE MEXICO: *Galindo 17; Hernández-Cuevas 25, 30.*

Los sustratos ocupados por cada especie se enlistan en el cuadro 1. En el cuadro 2 se incluye la información conocida hasta ahora acerca de la distribución de las especies en la República Mexicana y los tipos de vegetación en los que cada una de ellas han sido encontradas. En el cuadro 3 se hace referencia a los países o regiones geográficas en los que tales especies han sido registradas.

DISCUSION

Todas las especies de mixomicetos en las Lagunas de Zempoala, crecen directamente sobre madera de duramen, aunque ocho de ellas se encontraron también sobre otros sustratos como musgos (6 especies), madera de albura (3 especies), líquenes (2 especies), hongos (1 especie) y suelo acumulado en pequeños intersticios (1 especie) (Cuadro 1). A diferencia de los otros taxa, *Trichia favoginea* se observó principalmente sobre madera de albura.

Cuadro 1. Sustratos ocupados por las especies de mixomicetos en las Lagunas de Zempoala

Especie	Sustratos					
	madera		musgos	líquenes	hongos	suelo
	a	d				
Ceratiomyxa fruticulosa	+	-	-	-	-	-
Tubifera ferruginosa	-	+	+	-	-	-
Lycogala epidendrum	+	+	-	-	-	+
Enteridium lycoperdon	-	+	-	-	-	-
Cribraria purpurea	-	+	-	-	-	-
Dictydium cancellatum	-	+	+	+	-	-
D. mirabile	-	+	-	-	-	-
Arcyria cinerea	-	+	-	-	-	-
A. ferruginea	-	+	-	-	-	-
A. incarnata	-	+	-	-	-	-
Hemitrichia clavata	-	+	+	-	-	-
H. serpula	-	+	-	-	-	-
Trichia decipiens	-	+	+	-	+	-
T. favoginea	+	+	-	-	-	-
Fuligo septica	-	+	-	-	-	-
Physarum nutans	-	+	+	-	-	-
Ph. viride	-	+	+	+	-	-
Stemonitis axifera	-	+	-	-	+	-
S. flavogenita	-	+	-	-	-	-
Comatricha nigra	-	+	-	-	-	-

a: albura d: duramen

De acuerdo con los resultados obtenidos (Cuadro 1) y la bibliografía consultada, los mixomicetos hasta ahora encontrados en las Lagunas de Zempoala se pueden separar en tres grupos tomando en cuenta sus preferencias por determinados sustratos:

i) Especies que ocupan una amplia gama de sustratos (especies generalistas). En este grupo se incluyen *Lycogala epidendrum, Arcyria cinerea, Hemitrichia clavata, Physarum nutans, Ph. viride* y *Fuligo septica.*

ii) Especies lignícolas, es decir que sólo se han recolectado sobre diferentes clases de madera (duramen, albura, pequeñas ramas, tocones, etc.), incluyéndose aquí a *Enteridium lycoperdon, Cribaria purpurea, Dictydium mirabile* y *Comatricha nigra.*

iii) Especies lignícolas, pero que eventualmente pueden ocupar otros sustratos (suelo, musgos, líquenes, hojas, carpóforos de hongos, etc.). A este grupo corresponden *Ceratiomyxa fruticulosa, Tubifera ferruginosa, Dictydium cancellatum, Arcyria ferruginea, A. incarnata, Hemitrichia serpula, Trichia decipiens, Stemonitis axifera* y *S. flavogenita.*

En cuanto a la distribución de las especies, Martin y Alexopoulos (1969) consideraron como cosmopolitas a 15 de los 19 taxa aquí estudiados, en tanto Farr (1976) únicamente incluyó a 13 de estas especies en esta categoría. En ambos casos, se indicó que *Cribraria purpurea, Arcyria ferruginea, Hemitrichia clavata* y *Trichia favoginea* presentaban una distribución más restringida. No obstante, las tres últimas han sido registradas de diversos ambientes tanto de zonas frías como templadas y tropicales (Cuadro 3), pero no de zonas áridas, en donde las condiciones ambientales parecen ser limitantes para su establecimiento. Estas tres especies junto con *Enteridium lycoperdon, Lycogala epidendrum, Tubifera ferruginosa, Dictydium cancellatum, Arcyria incarnata, Hemitrichia serpula, Trichia decipiens, Physarum nutans, Ph. viride, Stemonitis axifera,* y *S. flavogenita* que también han sido citadas de zonas climáticas y ecológicas muy variadas, pero no de zonas áridas, pueden considerarse como organismos de amplia distribución, sin llegar a ser verdaderamente cosmopolitas.

Por otro lado, *Ceratiomyxa fruticulosa, Arcyria cinerea, Fuligo septica* y *Comatricha nigra* se han encontrado desde zonas tropicales húmedas y calientes, a zonas templadas y frías y regiones áridas y semiáridas (Cuadros 2 y 3), lo que sugiere que dichas especies sí podrían considerarse como cosmopolitas.

Cribraria purpurea y *Dictydium mirabile* solamente se conocen de lugares de clima templado en Europa, Norteamérica y la Unión Soviética (Cuadro 3), además de una colecta probable proveniente de una zona de clima tropical en Venezuela (Rodríguez, 1955, fide Farr, 1976) para la primera especie y un registro de Chile para *D. mirabile* (Farr, op. cit.). Hasta ahora, dichas especies se han registrado en México de dos localidades, ambas con una vegetación de bosque de coníferas característica de zonas templadas (Cuadro 2).

En México la amplia distribución de algunas especies, como *Tubifera ferruginosa, Dictydium cancellatum, Arcyria cinerea, Hemitrichia serpula* y *Fuligo septica*, es muy clara, ya que se han recolectado en ambientes tan disímiles como los bosques tropicales, los mesófilos o los de coníferas (Cuadro 2). Otras, como *Arcyria ferruginea* y *Comatricha nigra* aparentemente tienen una distribución más restringida en nuestro país, sin embargo, su pequeño tamaño y la falta de estudios sistemáticos y exhaustivos en la mayor parte del territorio nacional parecen ser las causas que determinan el conocimiento sesgado de sus patrones de distribución.

Cuadro 2. Distribución conocida en México de las especies estudiadas.

ESPECIE	BCN	Camp	Chis	Coah	DF	Dgo	Mex	Gro	Hgo	Jal	Mich	Mor	NL	Oax	Pue	QR	Tab	Tamp	Tlax	Ver	Yuc
Ceratiomyxa fruticulosa	-	-	A15	C19	C19	C19	*	-	-	M16 C17 F17	-	* A19	C4 G4	H21	M13	M6	M19	-	-	A21,C6, 9,B21, M3,19	-
Tubifera ferruginosa	-	-	-	-	-	-	* C1	-	C1	M16 C17	-	* C1	-	-	-	-	-	-	-	A21,C6, 21,M20	-
Lycogala epidendrum	-	-	A2,15	-	-	-	*	-	-	M16 C17	C14	*	C4	-	C5 M13	M6	-	-	-	A20,C7, 20,B10, I10,M19	-
Enteridium lycoperdon	-	-	-	-	-	-	* C19	-	-	C16	-	-	C4	-	-	-	-	-	C19	C7,18, M12	-
Cribraria purpurea	-	-	-	-	-	-	*	-	-	C16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dictydium cancellatum	-	-	A15	-	-	-	* C19	-	-	M16 C17	-	*	C4	-	-	M6	-	-	-	B5,C7	-
D. mirabile	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C23	-	-
Arcyria cinerea	-	-	A15	-	-	-	*	-	-	M17 A19	-	*	-	A21	C19	M6	-	M19	-	A21,B10 C7,110	-

TIPOS DE VEGETACION: A: Bosque tropical; B: Bosque mesófilo; C: Bosque de coníferas; D: Bosque de *Pinus-Quercus*; E: Bosque de *Quercus*; F: Matorral subtropical; G: Matorral subinerme; H: Tular; I: Cafetal; J: Pastizal; K: Zona urbana; L: Bosque de *Alnus*

* Registrada en este trabajo

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS: 1. Braun y Keller, 1976; 2. Chacón y Guzmán, 1984; 3. Farr, 1976; 4. Gómez-Sánchez y Castillo, 1981; 5. Guzmán, 1972; 6. Guzmán, 1983; 7. Guzmán y Villarreal, 1984; 8. Keller y Braun, 1977; 9. López et al., 1979; 10. López et al., 1981; 11. López et al., 1981a;.12. López et al., 1981b; 13. Mapes et al., 1981; 14. Martínez-Alfaro et al., 1983; 15. Pérez-Moreno y Villarreal, 1988 (se incluyen las especies consideradas por Emoto, 1933); 16. Trujillo, 1988; 17. Trujillo et al., 1986; 18. Villarreal, 1983; 19. Villarreal, 1990; 20. Welden y Lemke, 1961; 21. Welden y Guzmán, 1978; 22. Welden et al., 1979; 23. Hernández-Cuevas et al., 1991; 24. Galindo-Flores, 1992.

ESPECIE	BCN	Camp	Chis	Coah	DF	Dgo	Mex	Gro	Hgo	Jal	Mich	Mor	NL	Oax	Pue	QR	Tab	Tamp	Tlax	Ver	Yuc
Arcyria ferruginea	-	-	-	-	C19	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	C8	-	-
A. incarnata	-	-	A12, 15	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	M6	-	-	-	I9	-
Hemitrichia clavata	-	-	A15	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
H. serpula	-	A19	A15	-	-	-	*	-	-	C17	-	-	C4	-	-	M6	-	-	-	B10,L12	-
Trichia decipiens	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	*	C4	-	-	-	-	-	-	-	-
T. favoginea	-	-	-	-	-	-	-	-	-	B16	-	*	C4	-	C5	-	-	-	-	B10,C7	M5
Fuligo septica	-	-	-	E19	-	-	*	-	-	L16 C17	C14	-	K4	-	L13	M6	-	G19	-	A21,22, C7,I20	M6
Physarum nutans	-	-	A15	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	C5	-	-	-	L24	-	-
Ph. viride	-	-	-	-	-	-	*	L1	-	-	-	-	C4	-	-	M6	-	-	-	L12	-
Stemonitis axifera	C19	-	-	-	-	-	* C1	-	-	D16 C19	-	*	-	-	-	A19	-	-	-	B7,8 22,	A19
S. flavogenita	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	M6	-	-	-	A21	-
Comatricha nigra	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	C4	-	-	-	-	-	-	-	-

Cuadro 3. Distribución mundial de las especies encontradas en las Lagunas de Zempoala.

PAIS	ESPECIES																			
	Cf	Tf	Le	El	Cp	Dc	Dm	Ac	Af	Ai	Hc	Hs	Td	Tf	Fs	Pn	Pv	Sa	Sf	Cn
CANADA (Richardson y Currah, 1990)	X	X	X		X	X		X	X	X	X		X	X	X		X	X		
ESTADOS UNIDOS (Evenson, 1961; Mitchell et al. 1980; Eliasson et al., 1988; Eliasson, 1991; Martin y Alexopoulos, 1969)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
GUATEMALA (Farr, 1976)												X								
HONDURAS (Farr, 1976)	X							X												
NICARAGUA (Farr, 1976)	X		X			X		X				X			X		X	X		
PANAMA (Martin y Alexopoulos, 1969; Farr,1976)	X	X	X	X		X		X				X		X	X	X	X	X	X	X
COLOMBIA (Farr, 1976)	X		X			X		X		X	X	X				X	X	X		
ECUADOR (Farr, 1976; Farr et al., 1979)	X	X	X	X		X		X		X		X	X		X	X	X	X	X	X
ISLAS GALAPAGOS (Farr, 1976)	X											X			X	X			X	
LAS ANTILLAS (Farr, 1969; Farr, 1976)	X	X	X	X		X		X		X		X	X	X	X	X	X	X	X	
COSTA RICA (Alexopoulos, 1975)	X	X	X			X		X		X		X	X	X	X	X	X	X	X	
VENEZUELA (Farr, 1976; Verde de Millán y Jaimes, 1987)	X		X		X	X		X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
BRASIL (Farr, 1968; Maimoni-Rodella y Gottsberger, 1980)	X	X	X	X		X		X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
CHILE (Lazo, 1966; Farr, 1976).	X	X	X	X		X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X		X
ISLAS DE JUAN FERNANDEZ (Farr, 1976)	X		X								X		X		X					X
ARGENTINA (Sturgis, 1916; Farr, 1976)	X	X	X	X				X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X
TRINIDAD (Farr, 1976)	X		X			X		X				X		X	X	X	X	X		
GUYANA (Farr, 1976)	X							X												

Cf: *Ceratiomyxa fruticulosa*; Tf: *Tubifera ferruginosa*; Le: *Lycogala epidendrum*; El: *Enteridium lycoperdon*; Cp: *Cribraria purpurea*; Dc: *Dictydium cancellatum*; Dm: *D. mirabile*; Ac: *Arcyria cinerea*; Af: *A. ferruginea*; Ai: *A. incarnata*; Hc: *Hemitrichia clavata*; Hs: *H. serpula*; Td: *Trichia decipiens*; Tf: *T. favoginea*; Fs: *Fuligo septica*; Pn: *Physarum nutans*; Pv: *Ph. viride*; Sa: *Stemonitis axifera*; Sf: *S. flavogenita*; Cn: *Comatricha nigra*.

Cuadro 3. Continuacón

PAIS	ESPECIES																			
	Cf	Tf	Le	El	Cp	Dc	Dm	Ac	Af	Ai	Hc	Hs	Td	Tf	Fs	Pn	Pv	Sa	Sf	Cn
GUYANA FRANCESA (Farr, 1976)		X	X					X				X			X					
BOLIVIA (Farr, 1976)	X					X		X				X		X	X	X				X
PARAGUAY (Farr, 1976)	X								X	X					X		X			
URUGUAY (Farr, 1976)	X		X	X		X		X	X		X	X		X	X	X	X	X		
GRANADA (Farr, 1976).	X		X					X						X						
BELICE (Farr, 1976)						X														
HAITI (Farr, 1976)	X							X												
TOBAGO (Farr, 1976)								X												
ISLAS VIRGENES (Farr, 1976)	X	X	X			X						X		X	X					
BARBADOS (Farr, 1976)																	X			
GRECIA (Alexopoulos, 1959)	X	X	X	X				X	X	X	X			X	X	X	X	X		X
PORTUGAL (Almeida 1966,1985; Ladó y Pando,1989)	X		X	X		X		X	X	X	X			X	X	X				X
ISLAS BRITANICAS (Ing, 1982)	X		X	X		X		X	X	X				X	X	X	X	X	X	X
FRANCIA (Chassain,1982; Mitchell et al.,1984).	X	X	X			X		X	X	X			X	X		X		X	X	X
AUSTRIA (Schinner, 1982).	X	X	X	X				X	X		X		X	X	X	X				X
ITALIA (Orsino y Traverso, 1987)													X			X			X	
POLONIA (Stojanowska, 1977, 1977a, 1979, 1983)	X	X	X	X		X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
ESPAÑA (Illana et al., 1990)	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
SUIZA (Martin y Alexopoulos, 1969)							X													
FINLANDIA (Harkonen, 1988)																X				
BIELORRUSIA (Novogilov, 1985; Moroz y Novozhilov, 1988)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

Cuadro 3. Continuación

PAIS	ESPECIES																			
	Cf	Tf	Le	El	Cp	Dc	Dm	Ac	Af	Ai	Hc	Hs	Td	Tf	Fs	Pn	Pv	Sa	Sf	Cn
INDIA (Lakhanpal y Mukerji, 1981)	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
JAPON (Emoto, 1962, 1963; Martin y Alexopoulos, 1969; Hamashima, 1976)	X	X	X	X	X	X		X			X	X			X	X	X			
CHINA (Ing, 1987; Yu y Hui-Zhong, 1989)	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
TURQUIA (Harkonen, 1987)	X		X					X			X		X	X						
TAILANDIA (Reynolds y Alexopoulos, 1971; Siwasin e Ing, 1982; Ing et al., 1987)	X					X		X				X			X	X	X			
BORNEO (Reynolds y Alexopoulos, 1971)								X												
PAKISTAN (Martin y Alexopoulos, 1969)									X											
ANGOLA (Almeida, 1973, 1974)			X			X		X	X	X	X	X				X	X		X	X
MOZAMBIQUE (Almeida, 1974a)								X			X									X
NEPAL (Hagiwara y Bhandary, 1982)	X	X	X					X				X	X	X	X	X	X			
NUEVA ZELANDA (Martin y Alexopoulos, 1969).									X											
REGIONES TEMPLADAS Y FRIAS ALREDEDOR DEL MUNDO (Martin y Alexopoulos, 1969).											X									
REGIONES TEMPLADAS Y MONTAÑAS EN LOS TROPICOS (Martin y Alexopoulos, 1969; Farr, 1976).														X						
COSMOPOLITAS (Martin y Alexopoulos, 1969).	X	X	X	X		X		X		X		X	X		X	X	X	X		X

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a la M. en C. Elvira Aguirre, a la M. en C. Lucía Varela y al Dr. Miguel Ulloa por la revisión y sugerencias hechas al manuscrito.

LITERATURA CITADA

Alexopoulos, C. J. 1959. Myxomycetes from Greece. Brittonia 10(1): 25-40.

Alexopoulos, C. J. y A. Sáenz. 1975. The Myxomycetes of Costa Rica. Mycotaxon 2(2): 223-271.

Almeida, M. G. 1966. Contribução para o estudo dos Myxomycetes de Portugal. II. Sep. da Rev. da Fac. de Ciencias de Lisboa, 2a Serie 14(1): 5-12.

Almeida, M. G. 1973. Contribução para o conhecimento dos Myxomycetes de Angola. I. Bol. da Soc. Brot. 2a Serie 47: 277-297.

Almeida, M. G. 1974. Contribução para o conhecimento dos Myxomycetes de Angola. II. Bol. da Soc. Brot. 2a Serie 48: 187-203.

Almeida, M. G. 1974a. Contribução para o conhecimento dos Myxomycetes de Moçambique. Bol. da Soc. Brot. 2a Serie 48: 205-210.

Almeida, M. G. 1985. Contribução para o estudo dos Myxomycetes de Portugal. VII. Portug. Acta Biol.(B) 14: 5-10.

Braun, K. L. y H. W. Keller. 1976. Myxomycetes of Mexico I. Mycotaxon 3(2): 247-317.

Chacón, S. y G. Guzmán. 1984. Nuevas observaciones sobre los hongos, líquenes y mixomicetos de Chiapas. Bol. Soc. Mex. Mic. 19: 245-251.

Chassain, M. 1982. Essai sur L'écologie des Myxomycetes. Doc. Mycol. 12(46): 9-21.

Eliasson, U. 1991. Myxomycete biota of the Hawaiian islands. Mycol. Res. 95(3): 257-267.

Eliasson, U., H. W. Keller y J. A. Hutchinson. 1988. Myxomycetes from Arkansas. Mycotaxon 32: 375-398.

Emoto, Y. 1962. Myxomycetes found in Aichi-Prefecture. Trans. Mycol. Soc. Japan 3(1-6): 141-142.

Emoto, Y. 1963. List of Myxomycetes collected in the Masutomi Hot Spring Area, Yamanashi Pref., in August of 1960. Trans. Mycol. Soc. Japan 4(3): 2-4.

Evenson, A. E. 1961. A preliminary report of the Myxomycetes of Southern Arizona. Mycologia 53: 137-144.

Farr, M. L. 1968. An illustrated key to the Myxomycetes of South America, with special reference to Brazil. Rickia 3: 45-88.

Farr, M. L. 1969. Myxomycetes from Dominica. In: Smithsonian Institution (ed.). Bredin-Archbold-Smithsonian Biological Survey of Dominica. Smithsonian Institution Press, Washington.

Farr, M. L. 1976. Myxomycetes. In: New York Botanical Garden (ed.). Flora Neotropica 16. New York. 304 pp.

Farr, M. L. 1981. How to know the true slime molds. Wm. L. Brown, Dubuque, Iowa. 131 pp.

Farr, M. L., U. Eliasson y K. P. Dumont. 1979. Myxomycetes from Ecuador. Mycotaxon 8(1): 127-134.

Frutis, I., R. E. Chio y A. Estrada-Torres. 1985. Nuevos registros de macromicetos del Estado de México. Rev. Mex. Mic. 1: 285-300.

Galindo-Flores, G. L. 1992. Algunos hongos del Jardín Botánico Tizatlán, Tlaxcala. Folleto No. 13. Talleres Gráficos del Estado de Tlaxcala, Tlaxcala. 62 pp.

García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 5a ed. México, D.F. 217 pp.

Gómez-Sánchez, A. y J. Castillo. 1981. Estudio sobre los mixomicetos del estado de Nuevo León. Bol. Soc. Mex. Mic. 15: 199-223.

Guzmán, G. 1972. Algunos macromicetos, líquenes y mixomicetos de la zona del Volcán Popocatépetl. In: Sociedad Botánica de México (ed.). Guías botánicas de excursiones en México. I Congreso Latinoamericano de Botánica, México, D.F.

Guzmán, G. 1983. Los hongos de la península de Yucatán. II. Nuevas exploraciones y adiciones micológicas. Biotica 8(1): 71-100.

Guzmán, G. y L. Villarreal. 1984. Estudio sobre los hongos, líquenes y mixomicetos del Cofre de Perote, Veracruz. I. Introducción a la micoflora de la región. Bol. Soc. Mex. Mic. 19: 107-120.
Hagiwara, H. y H. R. Bhandary. 1982. Myxomycetes from Central Nepal I. In: Reports on the Cryptogamic Study in Nepal (ed.). Miscellaneous Publication of the National Science Museum, Tokyo.
Hamashima, S. 1976. On the slime moulds found in the forest of Atsuta Shrine. Trans. Mycol. Soc. Japan 17: 88-89.
Härkönen, M. 1987. Some additions to the knowledge of Turkish Myxomycetes. Karstenia 27: 1-7.
Härkönen, M. 1988. Thirteen taxa of Myxomycetes new to Finland. Karstenia 28: 93-99.
Hernández-Cuevas, L., G. Galindo-Flores, M. Rodríguez-Palma y A. Estrada-Torres. 1991. New records of Myxomycetes from Mexico. Mycotaxon 42: 17-27.
Illana, C., M. Heykoop y G. Moreno. 1990. Contribution to the study of the Myxomycetes in Spain. III. Catalogue of Myxomycetes of Spain. Mycotaxon 38: 37-69.
Ing, B. 1982. A revised census catalogue of British Myxomycetes. Part 2. Bull. of the Brit. Mycol. Soc. 16: 26-36.
Ing, B. 1987. Myxomycetes from Hong-Kong and Southern China. Mycotaxon 30: 199-201.
Ing, B., J. Siwasin y S. Samarnpan. 1987. Myxomycetes from Thailand. II. Mycotaxon 30: 197.
Keller, H. W. y K. L. Braun. 1977. Myxomycetes of Mexico II. Bol. Soc. Mex. Mic. 19: 107-120.
Kornerup, A. y J. H. Wanscher. 1978. Methuen handbook of colour. Methuen. London. 252 pp.
Ladó, C. y F. Pando. 1989. La colección de Myxomycetes preparada por C. Torrend para el Colegio San Fiel (Portugal). Anales Jard. Bot. Madrid 46(1): 173-180.
Lakhanpal, T. N. y K. G. Mukerji. 1981. Taxonomy of the Indian Myxomycetes. J. Cramer. Vaduz. 531 pp.
Lazo, W. R. 1966. Notes and illustrations of Myxomycetes from Chile and other countries. Mycologia 58: 67-79.
López, A., A. Sosa y L. Villarreal. 1979. Estudio sobre los mixomicetos del estado de Veracruz I. Bol. Soc. Mex. Mic. 13: 127-144.
López, A., A. Sosa y L. Villarreal. 1981. Estudio sobre los mixomicetos del estado de Veracruz II. Biotica 6(1): 43-56.
López, A., L. Villarreal y A. Sosa. 1981a. Estudio sobre los mixomicetos del estado de Veracruz III. Bol. Soc. Mex. Mic. 16: 77-94.
López, A., L. Villarreal y A. Sosa. 1981b. Estudio sobre los mixomicetos del estado de Veracruz V. Bol. Soc. Mex. Mic. 16: 95-104.
López, L., V. M. Mora, E. Montiel y G. Guzmán. 1985. Nuevos registros de Agaricales del estado de Morelos. Rev. Mex. Mic. 1: 269-284.
Maimoni-Rodella, R. de C. y G. Gottsberger. 1980. Myxomycetes from the forest and the cerrado vegetation in Botucatu, Brazil: A comparative ecological study. Nova Hedwigia 34: 207-245.
Mapes, C., G. Guzmán y J. Caballero. 1981. Etnomicología purépecha. El conocimiento y usos de los hongos en la Cuenca de Pátzcuaro. Secretaría de Educación Pública. Dirección General de Culturas Populares, Sociedad Mexicana de Micología y Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 79 pp.
Martin, G. W. y C. J. Alexopoulos. 1969. The Myxomycetes. University of Iowa Press, Iowa City. 559 pp.
Martínez-Alfaro, M. A., E. Pérez-Silva y E. Aguirre-Acosta. 1983. Etnomicología y exploraciones micológicas en la Sierra Norte de Puebla. Bol. Soc. Mex. Mic. 18: 51-63.
Mendiola, G. y G. Guzmán. 1973. Las especies de Tremellales conocidas de México. Bol. Soc. Mex. Mic. 7: 89-97.
Mitchell, D. H., S. W. Chapman y M. L. Farr. 1980. Notes on Colorado fungi. IV. Myxomycetes. Mycotaxon 10(2): 299-349.
Mitchell, D. H., E. Nannenga-Bremekamp, C. L. Champion y M. C. Clark. 1984. Myxomycota ramassés en France et conservés dans nos collections privés. Doc. Mycol. 14(54-55): 51-59.
Moreno, G., C. Illana y M. Heykoop. 1989. Contribution to the study of the Myxomycetes in Spain I. Mycotaxon 34(2): 623-635.
Moroz, E. L. y J. K. Novozhilov. 1988. Conspectus Myxomycetum RSS Belorussiae.. Nov. Syst. Plant. non Vasc. 25: 92-97.

Novogilov, K. J., 1985. Conspectus Myxomycetum in URSS Vigentium. Nov. Syst. Plant. non Vasc. 22: 137-143.
Orsino, F. y M. Traverso. 1987. Nuovi mixomiceti della Liguria. Mic. Ital. 2: 3-7.
Pérez-Moreno, J. y L. Villarreal. 1988. Los hongos y Myxomycetes del estado de Chiapas, México. Estado actual de conocimiento y nuevos registros. Mic. Neotrop. Aplic. 1: 97-133.
Richardson, F. A. y R. S. Currah. 1990. Myxomycetes of Alberta. Mycotaxon 37: 363-378.
Reynolds, D. R. y C. J. Alexopoulos. 1971. Southeast Asian Myxomycetes. I. Thailand and Burma. Pacific Sc. 25(1): 33-38.
Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D.F. 431 pp.
Siwasin, J. y B. Ing. 1982. Myxomycetes from Thailand. Nord. J. Bot. 2: 369-370.
Schinner, F. 1982. Myxomycetes of the Großglockner region (Hohe Tauern Mts., Austria). An ecological study. Z. Mykol. 48(1):165-170.
Stojanowska, W. 1977. Changes in slime mold flora in the reservation of Puszcza Snieznej Bialki. Acta Mycol. 13(1): 99-107.
Stojanowska, W. 1977a. Slime mold flora of the Sleza massif. Acta Mycol. 13(2): 245-256.
Stojanowska, W. 1979. Observations on the slime molds growing on the moulder beech wood. Acta Mycol. 15(1): 167-174.
Stojanowska, W. 1983. Myxomycetes of the Sudetes. I. Acta Mycol. 19(2): 207-243.
Sturgis, W. C. 1916. Myxomycetes from South America. Mycologia 8: 34-41.
Toledo, V. M. 1988. La diversidad biológica de México. Ciencia y Desarrollo 14(81): 17-30.
Trujillo, F. 1988. Contribución al conocimiento de los Myxomycetes de la Sierra de Manantlán, Jalisco. Tiempos de Ciencia 12: 20-27.
Trujillo, F., M. M. Castañeda y L. Guzmán-Dávalos. 1986. Hongos del estado de Jalisco VI. Los mixomicetos conocidos. Tiempos de Ciencia 5: 42-54.
U. S. Department of Agriculture. 1975. Munsell soil color chart. Kollmorgen Corporation, Baltimore. 17 pp.
Verde de Millán, L. y F. Jaimes. 1987. Contribución al conocimiento de los Myxomycetes de Venezuela. I. Estado Sucre. Bol. Soc. Micol. Madrid 11(2): 195-201.
Villarreal, L. 1983. Algunas especies de Myxomycetes no registradas del estado de Veracruz. Bol. Soc. Mex. Mic. 118: 153-164.
Villarreal, L. 1990. Estudios sobre los Myxomycetes de México, I. Nuevos registros. Micol. Neotrop. Aplic. 3: 67-79.
Welden, A. L. y P. A. Lemke. 1961. Notas sobre algunos hongos mexicanos. Bol. Soc. Bot. Mex. 26: 1-23.
Welden, A. L. y G. Guzmán. 1978. Lista preliminar de los hongos, líquenes y mixomicetos de las regiones de Uxpanapa, Coatzacoalcos, Los Tuxtlas, Papaloapan y Jalapa (parte de los estados de Veracruz y Oaxaca). Bol. Soc. Mex. Mic. 12: 59-102.
Welden, A. L., L. Guzmán-Dávalos y G. Guzmán. 1979. Segunda lista de los hongos, líquenes y mixomicetos de las regiones de Uxpanapa, Coatzacoalcos, Los Tuxtlas, Papaloapan y Jalapa (México). Bol. Soc. Mex. Mic. 13: 151-161.
Yu, L. y L. Hui-Zhong. 1989. Myxomycetes from China I. A checklist of Myxomycetes from China. Mycotaxon 35(2): 429-436.

Acta Botánica Mexicana (1993), 21:43-57

AFINIDAD FITOGEOGRAFICA Y PAPEL SUCESIONAL DE LA FLORA LEÑOSA DE LOS BOSQUES DE PINO-ENCINO DE LOS ALTOS DE CHIAPAS, MEXICO[1]

PEDRO F. QUINTANA-ASCENCIO
y
MARIO GONZALEZ-ESPINOSA

Area de Conservación de los Recursos Naturales
Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste
Apartado Postal No. 63
San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, 29290 México

RESUMEN

El análisis de la estructura de varias etapas serales de los bosques húmedos de pino-encino de Los Altos de Chiapas permitió establecer un papel sucesional particular para los distintos grupos de afinidad florística que los componen. La mayoría de los elementos holárticos muestran amplia regeneración en etapas sucesionalmente tempranas, mientras que la de muchos de los elementos andinos y de afinidad con el este de Asia sólo ocurre en condiciones más avanzadas. La estructura y la composición de estos bosques parecen resultar de una mezcla de especies pertenecientes a géneros de origen diverso, cuya coexistencia local depende de su propia tolerancia a las condiciones ambientales que se crean durante la sucesión forestal. Las especies del dosel superior, que pertenecen a géneros de afinidad holártica, juegan un papel central al determinar las condiciones ambientales del interior del bosque, a las cuales se encuentran supeditadas la mayoría de los demás componentes leñosos, especialmente los del grupo de afinidad andina.

ABSTRACT

A successional role for each phytogeographical group of seral stands of the pine-oak forests in the Highlands of Chiapas (southern Mexico) could be established after their structural analysis. Most of the Holarctic elements regenerate in early successional conditions, while the regeneration of many Andean and East Asian elements is restricted to the more advanced stands. Forest structure and floristic composition appears as the result of a mixture of species belonging to genera of diverse origin. Their local coexistence seems to depend on their tolerance to those environmental conditions resulting from forest development through succession. We ascribe a central role to the canopy species belonging to Holarctic genera which determine the understory microhabitat for most of the remaining woody species, notably for those of Andean affinity.

---

[1] Subsidiado por la Secretaría de Programación y Presupuesto y el CONACYT mediante una subvención (P218CCOC880612) otorgada a MGE.

INTRODUCCION

El bosque de neblina (Breedlove, 1973, 1981), selva mediana perennifolia, bosque caducifolio (Miranda y Hernández Xolocotzi, 1963) o bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978) ocupa las regiones templadas más húmedas (1500-2500 m) del este y sur de México, y sur de Guatemala. En México, se extiende sobre la vertiente este de la Sierra Madre Oriental (de Tamaulipas al norte de Oaxaca), la Sierra Madre del Sur, y en Los Altos y Sierra Madre de Chiapas (Rzedowski, 1978). En Guatemala ocupa porciones de las sierras de los Cuchumatanes, de Chaucus y de Minas (Steyermark, 1950). En Los Altos de Chiapas este tipo de bosque comparte con frecuencia elementos propios de las asociaciones colindantes de encino y de pino-encino. Aún antes de la reciente ampliación de la frontera agropecuaria, este tipo de vegetación ocupó en México una extensión relativamente pequeña (Flores et al., 1971). Un atributo notable del bosque de neblina y de algunos de los bosques de pino-encino más húmedos de México es que sus distintos estratos incluyen géneros de diferentes afinidades biogeográficas (Miranda y Sharp, 1950; Steyermark, 1950; Hernández X. et al., 1951; Dressler, 1954; Rzedowski, 1978).

La diversidad de una comunidad debe explicarse no sólo como resultado de procesos de ámbito regional (p. ej. migración, especiación y extinción), sino también de interacciones ecológicas locales (exclusión competitiva, aclimatación, depredación, y variación debida a eventos estocásticos) (Ricklefs, 1987). Esto es particularmente relevante cuando se estudian los gradientes sucesionales, en los que las interacciones ecológicas cambian conforme se modifican las relaciones de dominancia entre las especies (Gleason, 1926; Connell y Slatyer, 1977; Pickett et al., 1987). Por su parte, una serie sucesional local se puede corresponder en el tiempo con un gradiente ambiental de escala geográfica más amplia (Whittaker, 1953, 1970).

En este estudio se explora la relación entre la afinidad fitogeográfica y el papel sucesional de los elementos leñosos de los bosques húmedos de pino-encino de Los Altos de Chiapas. Nuestra hipótesis es que la estructura y la composición florística de estos bosques son el resultado de la mezcla de especies de géneros que se originaron en diferentes regiones geográficas y que coexisten localmente supeditadas por su propia amplitud de tolerancia a condiciones ambientales.

AREA DE ESTUDIO

Se localiza a 2300-2450 m de altitud, en el municipio de Huixtán (16° 45' N, 92° 30' W), en el centro de Los Altos de Chiapas, México. El clima de la región es templado subhúmedo (García, 1987), con una temperatura media anual de 13-14 °C y una precipitación total anual de 1100-1200 mm (más de 80% de la precipitación se presenta de mayo a octubre). En las tardes y noches de junio a noviembre es común que estas áreas se cubran con nubes. Las heladas nocturnas son frecuentes de diciembre a marzo, pero generalmente no alcanzan el interior de rodales forestales cerrados. Los suelos son arcillosos, moderadamente profundos, de color café oscuro y derivados de rocas calizas. La vegetación incluye un abigarrado mosaico de etapas serales asociadas con bosques de encino, de pino-encino, y en los picos más altos, con el bosque de neblina (Miranda, 1952; Breedlove, 1981). En la mayor parte de la región agricultores de origen maya, principalmente tzotziles (Collier, 1976; Breedlove, 1981; Parra, 1989), mantienen un sistema

de producción silvoagropecuario basado en agricultura de milpa (bajo sistemas trashumantes de roza-quema y roza-tumba-quema, pero con mayor frecuencia aquellos con cortos intervalos de descanso), ganadería extensiva de ovinos, y explotación forestal para leña y carbón (Wagner, 1962; Parra, 1989).

Se identificaron las siguientes comunidades sucesionales (todas en el ejido Chilil, excepto el bosque maduro, que se encontró en el Rancho Merced-Bazom a 5 km del sitio anterior): (a) pastizal, con pastoreo por ovinos; (b) matorral, con pastoreo de ovinos y dominancia de *Baccharis vaccinioides*; (c) bosque incipiente de 20-25 años de abandono y con 80-90% de cobertura en el dosel; (d) bosque medianamente maduro, de 35-40 años de abandono y 70-80% de cobertura, que es la más escasa de las comunidades arboladas estudiadas debido probablemente al efecto de autoaclareo del rodal (Mohler et al., 1978) y la estructuración vertical del dosel (Terborgh, 1985); y (e) bosque maduro, con más de 100 años sin disturbio por actividades agrícolas, con perturbación natural local, talas esporádicas, y con 95-100% de cobertura.

MATERIALES Y METODOS

Se usaron métodos no destructivos (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974) para determinar la densidad, dominancia y frecuencia de cada especie en los diferentes estratos de cada comunidad: (1) estrato arbustivo (>0.5 y <3 m altura), 25-30 cuadrados de 10 x 2 m; (2) estrato arbóreo bajo (>3 m de altura y <15 cm dap), 90-200 estaciones con el método de cuadrantes centrados en un punto; y (3) estrato arbóreo alto (>15 cm dap), 90-200 estaciones con el método anterior. El análisis de la información obtenida y los siguientes criterios permitieron definir el papel sucesional de las especies (véase Cuadro 1):

1. Pioneras (P): Especies que rara vez existen en el interior del bosque. Sus propágulos forman parte importante del banco de semillas (Ramírez-Marcial, 1989), y sus plántulas e individuos juveniles requieren de la completa exposición a la luz para desarrollarse adecuadamente.

2. Tempranas (T): Especies que toleran poco la sombra y pueden resistir sequía y heladas. Sus plántulas e individuos juveniles sobreviven y crecen bien en pastizales, matorrales y claros del bosque.

3. Intermedias (I): Especies frecuentes bajo dosel forestal relativamente abierto (70-80%). Sus semillas no presentan latencia y estacionalmente se pueden observar numerosas plántulas bajo los adultos.

4. Maduras (M): Especies exclusivas de bosques con dosel muy cerrado (>90%). Sus plántulas pueden crecer bien en los micrositios más húmedos y son sensibles a heladas y alta insolación.

La distribución de las especies se consultó en Trees and shrubs of Mexico (Standley, 1920-1926), Flora of Guatemala (Standley y Steyermark, 1946-1966; Standley y Williams, 1961-1975; Gentry y Standley, 1974; Nash y Williams, 1976), Flora de Veracruz (Bárcena, 1981; Nee, 1981, 1986) y Flora Fanerogámica del Valle de México (Rzedowski y Rzedowski, 1979, 1985).

Las afinidades fitogeográficas fueron definidas con base en Gentry (1982) y Rzedowski (1965, 1978) como: (1) géneros holárticos (H), de amplia distribución en el

Hemisferio Norte; (2) géneros de afinidad con el este de Asia (E), que en su mayoría existen o existían en el este de Norteamérica (Rzedowski, 1978), (3) géneros meridionales (A), afines con la flora andina; y (4) géneros de distribución pantropical (T), y cuyas familias tienen afinidad neotropical amazónica (Gentry, 1982).

RESULTADOS

El Cuadro 1 muestra el papel sucesional, la distribución geográfica y la afinidad de los elementos leñosos estudiados. En el Cuadro 2 y en las figuras 1 y 2 se agrupan las especies de acuerdo con la afinidad florística genérica, el estrato de vegetación que ocupan y su papel sucesional. Las especies de géneros con relación holártica incluyen siempre los árboles dominantes del dosel forestal (*Quercus* spp. y *Pinus* spp.) y algunos elementos del estrato arbóreo bajo (p. ej. *Alnus acuminata, Garrya laurifolia, Crataegus pubescens* y *Arbutus xalapensis*) en todas sus etapas serales, incluso en los rodales más maduros (Cuadro 1). Otros géneros de origen holártico son elementos conspícuos en matorrales y acahuales (p. ej. *Rubus*). La importancia relativa y el número de especies de géneros de afinidad holártica tiende a reducirse conforme avanza la sucesión, pero de manera más notable en los estratos del interior del bosque (Figs. 1 y 2). La mayoría de estas especies tienen amplia distribución en las regiones montañosas de México y Centroamérica (Cuadro 1).

Cuadro 1. Papel sucesional (I), distribución (II) y afinidad fitogeográfica (III) de la flora leñosa de los bosques de pino-encino y comunidades sucesionales asociadas en el municipio de Huixtán, Chiapas. P = Pionera, T = Temprana, I = Intermedia, M = Madura. Además de en Los Altos de Chiapas las especies se pueden encontrar en: O = sureste de los Estados Unidos de Norteamérica, 1 = Sierra Madre Oriental, 2 = Sierra Madre Occidental, 3 = Eje Neovolcánico, 4 = Sierra Madre del Sur y sistemas montañosos de Oaxaca, 5 = sistemas montañosos de Guatemala, 6 = sistemas montañosos de Centroamérica, 7 = sólo se conoce de Chiapas, 8 = de amplia distribución, DN = distribución desconocida. Afinidad: H = Holártica[1], E = con el este de Asia y este de Norteamérica[1], A = Neotropical Andina, T = Pantropical.

FAMILIA Especie	I	II	III
A. ARBOLES DEL DOSEL			
FAGACEAE			
Quercus crassifolia Humb. & Bonpl.	T	1-5	H
Q. crispipilis Trel.	T	5	H
Q. laurina Humb. & Bonpl.	I	1-6	H
Q. rugosa Née	T	0-	4H
PINACEAE			
Pinus ayacahuite Ehrenb.	I	1-5	H
P. montezumae Lamb.	T	1-5	H
P. oocarpa Schiede	T	1-5	H
P. pseudostrobus Lindl.	T	1-6	H
P. oaxacana Mirov	T	3-5	H

Cuadro 1. Continuación

FAMILIA Especie	I	II	III
B. ARBOLES BAJOS			
ACTINIDIACEAE			
Saurauia latipetala Hemsl.	I	5	E,A[2]
S. oreophila Hemsl.	I	5	E,A[2]
ARALIACEAE			
Oreopanax xalapensis (H.B.K.) Decne. & Planch.	M	3-6	A
BETULACEAE			
Alnus acuminata ssp. *arguta* (Schlecht.) Furlow	T	1-6	H
Ostrya virginiana var. *guatemalensis* Winkl.	I	0-6	E
CAPRIFOLIACEAE			
Viburnum jucundum Morton ssp. *jucundum*	I	8	H
CHLORANTHACEAE			
Hedyosmum mexicanum Cordemoy	M	3-6	H,A[2]
CLETHRACEAE			
Clethra mexicana DC.	M	2-4	E
CORNACEAE			
Cornus disciflora DC.	I	1-6	H
Cornus excelsa H.B.K.	T	1-5	H
ERICACEAE			
Arbutus xalapensis H.B.K.	T	0-6	A,H[3]
GARRYACEAE			
Garrya laurifolia Hartw.	I	1-6	H
LAURACEAE			
Persea sp.	M	DN	T
LOGANIACEAE			
Buddleia cordata H.B.K.	T	1-5	T
MAGNOLIACEAE			
Magnolia sharpii Miranda	M	7	E
MYRICACEAE			
Myrica cerifera L.	T	8	E
MYRSINACEAE			
Parathesis leptopa Lundell	M	5	A
Rapanea juergensenii Mez	M	3-6	A
RHAMNACEAE			
Rhamnus sharpii M. C. Johnston	I	DN	E
ROSACEAE			
Crataegus pubescens (H.B.K.) Steud.	T	4-6	H
Prunus serotina Ehrh. ssp. *capuli* (Cav.) McVaugh	T	8	H
RUBIACEAE			
Psychotria aff. *minarum* Standl. & Steyerm.	M	5,6	A

Cuadro 1. Continuación

FAMILIA Especie	I	II	III
SYMPLOCACEAE			
Symplocos limoncillo Humb. & Bonpl.	I	1-5	E
THEACEAE			
Ternstroemia pringlei (Rose) Standl.	M	DN	E,A[2]
Cleyera theaeoides (Sw.) Choisy	M	5,6	E,A[2]
WINTERACEAE			
Drimys granadensis var. *mexicana* (DC.) A.C. Smith	M	3-6	A
C. ARBUSTOS			
CAPRIFOLIACEAE			
Viburnum aff. *elatum* Benth.	T	DN	H
COMPOSITAE			
Eupatorium ligustrinum DC.	T	1-6	A
E. mairetianum DC.	T	2-5	A
Baccharis vaccinioides H.B.K.	P	4-5	A
Senecio barba-johannis DC.	I	1-5	A
Archibaccharis asperifolia (Benth.) Blake	M	3-6	A
ERICACEAE			
Gaultheria chiapensis Camp	T	3-6	A
Xylosma chiapensis Lundell	M	DN	T
LABIATAE			
Salvia karwinskii Benth.	I	DN	?
LAURACEAE			
Litsea glaucescens H.B.K.	T	1-6	T
Phoebe sp.	M	DN	T
LEGUMINOSAE			
Acacia angustissima (Mill.) Kuntze	T	0-6	T
MELASTOMATACEAE			
Miconia aff. *hemenostigma* Naud.	M	4,5	A
ONAGRACEAE			
Fuchsia encliandra Steud.	I	DN	A
F. microphylla H.B.K.	I	3-6	A
F. paniculata Lindl.	M	3-6	A
F. splendens Zucc.	M	4-6	A
F. thymifolia H.B.K.	I	2-5	A
POLYGALACEAE			
Monnina xalapensis H.B.K.	T	4-6	T,A?
RHAMNACEAE			
Ceanothus coeruleus Lag.	M	1-6	E
Rhamnus mcvaughii L.A. & M.C. Johnston	I	DN	E
ROSACEAE			
Holodiscus argenteus (L.f.) Maxim.	T	3-6	E
Rubus adenotrichus Schlecht.	T	3-6	H
R. coriifolius Liebm.	T	4-6	H

Cuadro 1. Continuación

FAMILIA Especie	I	II	III
R. pringlei Rydb.	T	3-5	H
R. sapidus Schlecht.	T	3-5	H
RUTACEAE			
Zanthoxylum foliolosum Donn.-Sm.	I	3-5	?
SOLANACEAE			
Cestrum anagyris Dunal	I	3-5	A
Lycianthes purpusii (Brandeg.) Bitter	M	5,6	A
Lycianthes sp.	M	DN	A
Solanum nigricans Mart. & Gal.	I	4,5	A

[1] Las familias de afinidad laurasiática (sensu Gentry, 1982) se dividieron de acuerdo con Rzedowski (1965, 1978).
[2] Género señalado por Rzedowski (1965, 1978) como de afinidad andina, pero la familia fue incluida por Gentry (1982) como de origen laurásico.
[3] Género señalado por Rzedowski (1965, 1978) como de afinidad holártica, pero la familia fue incluida por Gentry (1982) como de origen andino.

Cuadro 2. Agrupación de las especies leñosas de los bosques de pino-encino de Huixtán, Chiapas, de acuerdo con su papel sucesional y afinidad fitogeográfica.

	Afinidad fitogeográfica				
	Laurasia		Gondwana		Total
Papel sucesional	Holártico	Este de Asia	Andino	Amazónico	Total
Pionera	0	0	1	0	1
Temprana	16	2	4	4	26
Intermedia	5	6	6	0	17
Madura	1	5	11	3	20
Total	22	13	22	7	64

Las especies de géneros afines con las floras del este de Asia (*Clethra mexicana, Cleyera theaeoides, Magnolia sharpii, Symplocos limoncillo*, etc.) y de los Andes (*Rapanea juergensenii, Fuchsia* spp., *Oreopanax xalapensis*, etc.) son dominantes en el sotobosque. Los elementos afines con las floras del este asiático tienen amplia distribución en las regiones templado-húmedas de México y Centroamérica y su importancia relativa disminuye localmente en los rodales más maduros. Por su parte, el número e importancia de las especies de géneros con afinidad andina (el grupo más diverso) aumentan con la edad del bosque, principalmente en el estrato arbustivo. Muchas de estas especies no existen en el centro y norte de México, pero pueden ser de amplia distribución en Centroamérica.

Adicionalmente, entre los elementos con afinidad meridional hay algunos géneros, principalmente de arbustos, que son frecuentes en condiciones de menor humedad de las montañas de México y Centro y Sudamérica (p. ej. *Baccharis*, *Cestrum* y *Eupatorium*; Rzedowski, 1978). Estos géneros incluyen especies dominantes en el estrato arbustivo de los matorrales y los bosques incipientes.

Finalmente, los géneros de distribución pantropical (p. ej. *Acacia, Litsea, Persea, Xylosma*), que pertenecen a familias de afinidad neotropical amazónica (Gentry, 1982), aportan una porción relativamente menor a la flora leñosa de los bosques estudiados y no muestran un patrón definido (Figs. 1 y 2).

DISCUSION

Origen de los grupos fitogeográficos

Actualmente existe una marcada discontinuidad en la distribución de muchos de los elementos de la flora de los bosques propios de climas templados del sur de México y Centroamérica y aquellos de Norte y Sudamérica. Los elementos relacionados con la flora del este de Asia y el sureste de Norteamérica no prosperan en las regiones semiáridas del centro y norte de México. Por su parte, los de afinidad andina no aparecen en las selvas de tierras bajas de Panamá y norte de Colombia. Esta discontinuidad, así como la composición y diversidad de los bosques húmedos de clima templado de México, se han explicado con base en cambios geológicos y climáticos que han ocurrido desde el Terciario y el Cuaternario (Simpson Vuilleumier, 1971; Graham, 1973, 1975, 1976, 1987, 1988; Brown y Gibson, 1983).

En el Cretácico y a principios del Terciario algunos elementos holárticos (p. ej. *Abies, Cupressus, Alnus, Pinus, Quercus* y *Crataegus*) tuvieron una distribución más amplia y continua que en la actualidad; posteriormente, en el Oligoceno y a principios del Mioceno, el clima tendió al enfriamiento y aridez, se dividieron las antiguas floras transcontinentales arctoterciarias y aumentó el área de sabanas y pastizales (Axelrod, 1952). La migración de especies propias de climas templados en este período pudo ocurrir a través de corredores de bosques de encinos y pinos en las áreas más húmedas (Webb, 1977; Marshall et al., 1982; Crepet y Nixon, 1989a,b).

Se ha propuesto que el intercambio florístico entre el sureste de Estados Unidos y Latinoamérica ha ocurrido en todas las etapas geológicas desde el Cretácico, aunque la evidencia paleobotánica indica que ciertos elementos (*Liquidambar* y *Myrica*) estaban presentes en el sur de México en el Mioceno, pero no antes (Graham, 1973, 1975, 1976, 1987, 1988). Esta época coincide con el levantamiento de los sistemas montañosos del oriente y sur de México, y del centro y sur de Guatemala (Mulleried, 1957, de Cserna, 1974; Helbig, 1976; Jiménez, 1984). Los estudios de Martin y Harrell (1957) sobre la biogeografía de los vertebrados de estas regiones también sugieren al Terciario como el período de inicio del intercambio. La evidencia de fluctuaciones climáticas en el Pleistoceno, el Plioceno y el Holoceno, que modificaron la distribución altitudinal y latitudinal de las floras, sugiere que los contactos entre elementos de clima templado pudieron ocurrir esporádicamente durante estos períodos (Potzger y Tharp, 1954; Whitehead y Barghoorn, 1952; Raven y Axelrod, 1975; Brown y Gibson, 1983). González y Fuentes (1980) han

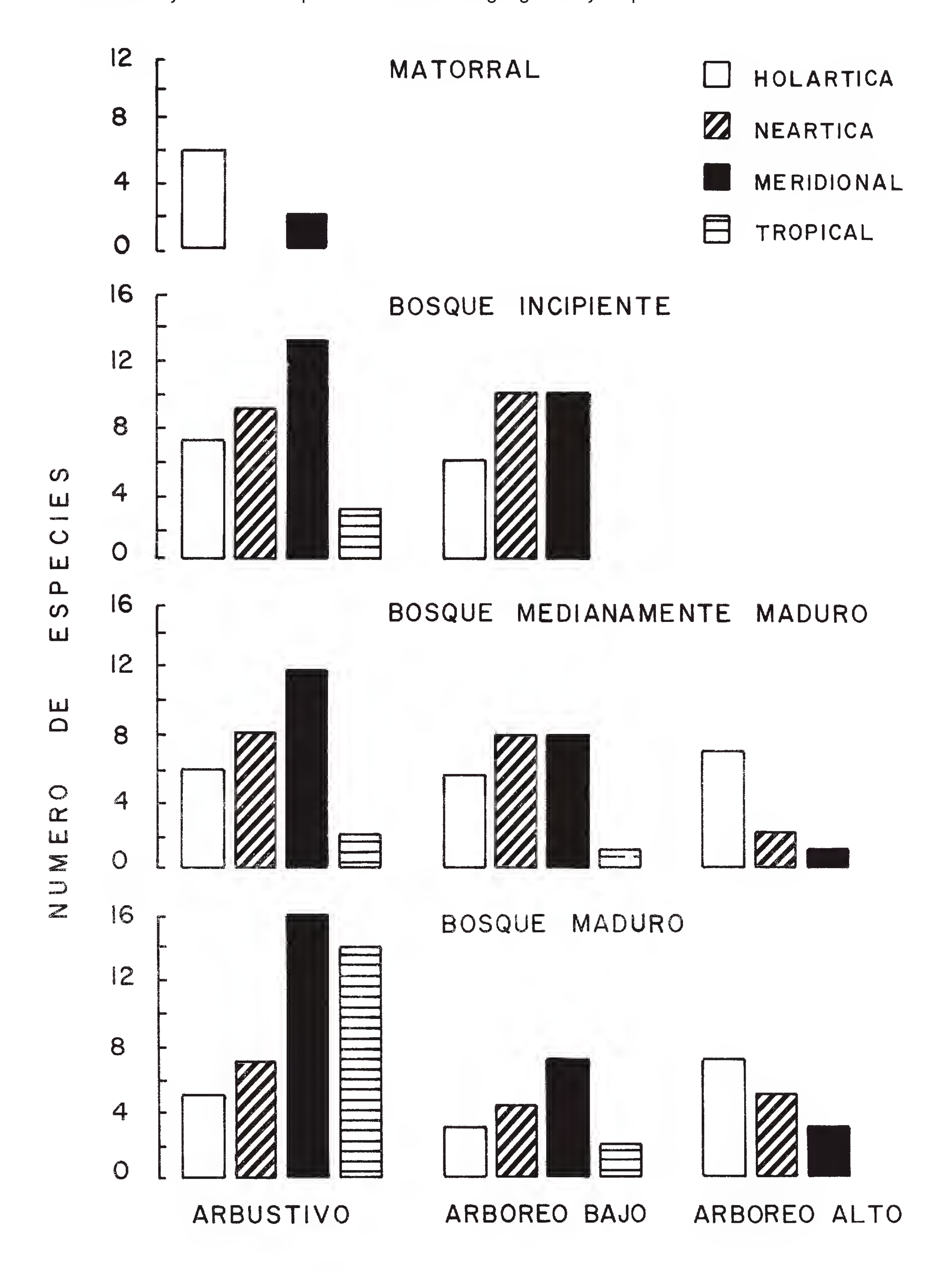


Fig. 1. Número de especies en cada grupo de afinidad fitogeográfica por estrato y etapa seral. Véase Materiales y Métodos para la definición de los estratos y etapas.

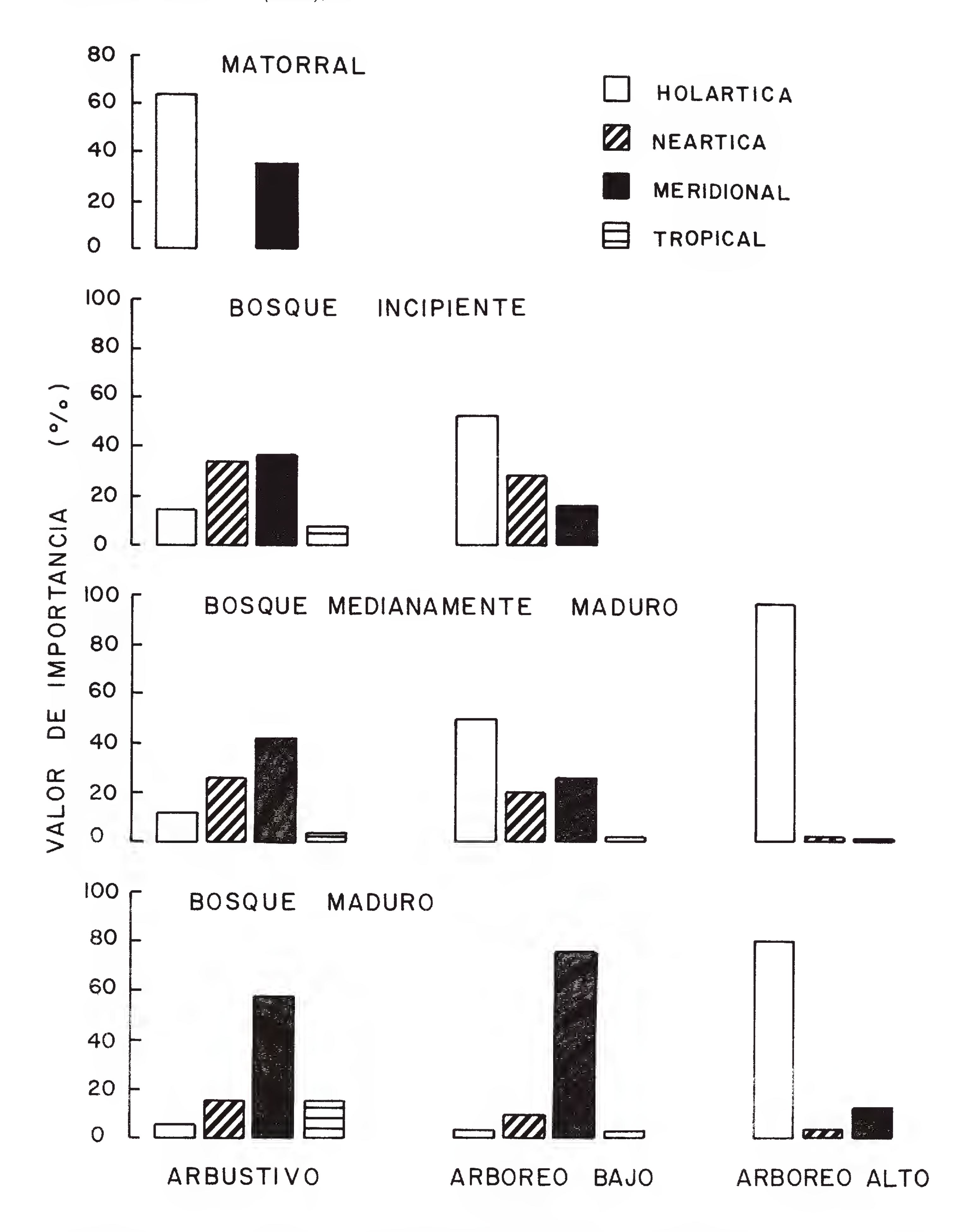


Fig. 2. Valor de importancia relativa de cada grupo de afinidad fitogeográfica por estrato y etapa seral. La suma de las columnas puede no ser igual al 100% debido a que no se incluyeron en este estudio los datos obtenidos en campo relativos a helechos y herbáceas erectas de >50 cm de altura.

documentado fluctuaciones climáticas y cambios en la vegetación dominante en el Holoceno de la Cuenca del Valle de México, encontrando que aún en períodos tan recientes el enfriamiento y la elevación de la humedad favoreció a *Abies* y *Picea* (ahora extinta en la región), mientras que el calentamiento y las condiciones relativamente más secas favorecieron a *Quercus* y *Pinus*.

Aunque la conexión terrestre de Norte y Centroamérica con Sudamérica es relativamente reciente (3-4 millones de años AP; según Keigwin, 1978), cambios climáticos y geológicos del Pleistoceno y Plioceno permitieron el intercambio de especies entre floras australes y septentrionales propias de clima templado (Simpson Vuilleumier, 1971; Bradbury et al., 1981; Rich y Rich, 1983; Kam-biu y Colinvaux, 1985). La reducción en la temperatura que ocurrió esporádicamente en el norte de Sudamérica durante estos períodos pudo haber facilitado la migración de los elementos andinos hacia el norte.

Estructuración de los bosques de Los Altos de Chiapas

Las fluctuaciones climáticas del Terciario y Cuaternario modificaron las condiciones ambientales en las regiones tropicales. La vegetación de los pisos altitudinales ha estado desplazando, y a menudo ha modificado, su extensión como respuesta a la variación de temperatura y humedad. Durante estos cambios sobre el gradiente altitudinal, la estructura y la composición florística local de los bosques de clima templado dependió de la adaptación individual de las especies, de los mecanismos de migración y de las interacciones ecológicas que operaron en las comunidades (véanse Lewin, 1984, Ricklefs, 1987 y Wendt, 1989).

En este trabajo se revela un papel sucesional particular para cada grupo de afinidad fitogeográfica que implica diferentes mecanismos y orden de incorporación en la secuencia seral. Los componentes holárticos (p. ej. *Quercus* y *Pinus*) se pueden establecer en etapas serales tempranas e incluso migrar a través de áreas no arboladas relativamente secas, pero no se regeneran bajo sombra densa formada por ellos mismos (Oosting y Kramer 1946; Carvell y Tryon, 1961; McCune y Cottam, 1985; Quintana-Ascencio, 1989; González-Espinosa et al., 1991). Por el contrario, las especies de afinidad andina como *Oreopanax xalapensis, Rapanea juergensenii, Drimys granadensis, Fuchsia* spp., etc., requieren del previo establecimiento de un dosel relativamente cerrado (en este caso de elementos holárticos) que amortigua los cambios de temperatura y humedad.

Las especies de géneros de afinidad andina constituyen el grupo más diverso en los bosques húmedos de pino-encino de Los Altos de Chiapas. Mientras la composición florística y las relaciones de dominancia del dosel superior de estas comunidades prevalecen sobre amplias extensiones, con frecuencia la composición de su sotobosque muestra dominancia local por diferentes especies. Tal heterogeneidad puede deberse a que los organismos dispersores (principalmente aves) de las semillas de muchas de estas especies (la mayoría con frutos carnosos de colores rojos o negros) limitan sus áreas de acción a la amplitud del hábitat arbolado y a una mayor influencia del azar durante la colonización (Sugden, 1983). En Los Altos de Chiapas existen rodales de bosques que comparten la mayoría de las especies en sus estratos más altos, y que difieren en los géneros dominantes del sotobosque. Por ejemplo, en el Cerro Huitepec la asociación de árboles bajos incluye a *Clethra, Drimys, Microtropis, Oreopanax, Persea, Symplocos* y *Styrax*, en el Rancho Merced-Bazom dominan ese estrato *Oreopanax, Rapanea, Rhamnus* y *Ternstroemia*, y en Monte Bonito-Pitankín son más abundantes *Clethra, Magnolia* y *Persea*. En estos tres sitios

el dosel superior presenta dominancia por *Quercus laurina, Q. crassifolia, Q. rugosa*, y algunos pocos individuos de *Pinus* spp. La heterogeneidad local de las asociaciones del bosque de neblina ha sido apreciada de manera general (Rzedowski, 1978), y recientemente documentada en las costas caribeñas de Colombia y Venezuela (Sugden, 1983), en el sur de Tamaulipas (Puig et al., 1987) y en la región de Chimalapas, Oaxaca (Ishiki, 1988).

Los resultados de este trabajo sugieren que los cambios ambientales resultantes de la perturbación humana en Los Altos de Chiapas pueden afectar diferentemente a los distintos grupos de afinidad fitogeográfica. Es probable que la ampliación de los pastizales y matorrales permita la persistencia de los elementos holárticos y los meridionales propios de ambientes más secos y expuestos (p.ej. *Baccharis* y *Eupatorium*), mientras se reduce la abundancia de los géneros afines con las floras del este de Asia y Norteamérica y los Andes, cuyas especies no toleran la insolación directa y las heladas. Las asociaciones secundarias que se pueden regenerar a partir de esta flora empobrecida de los bosques más húmedos pueden parecerse a bosques de pino y de pino-encino relativamente más xerófilos, como probablemente ya ocurre en amplios sectores de Los Altos y la Sierra Madre de Chiapas, y en otras regiones de México.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a M. Martínez Icó por habernos llevado a algunos de los bosques propios de climas templados mejor conservados en Los Altos de Chiapas, y por su colaboración en muchos aspectos de nuestros estudios. N. Ramírez Marcial ofreció útiles observaciones sobre el texto y participó en varias fases del trabajo. J. D. García Pérez (herbario del Colegio de Postgraduados, CHAPA) y L. Torres y F. Ramos (MEXU) nos han dado apoyo fundamental al determinar nuestras colectas. M. L. Soto Pinto, J. D. Alvarez Solís y L. E. García Barrios hicieron valiosos comentarios sobre un texto preliminar. El Dr. T. L. Wendt nos exhortó a realizar este trabajo. El Dr. E. Hernández Xolocotzi, la Biól. R. M. Murillo y tres revisores anónimos aportaron crítica constructiva para elaborar la versión final. Agradecemos a los dueños de los bosques de Chilil y al Sr. M. Martínez Alvarez, propietario del Rancho Merced-Bazom, por permitir el acceso a sus terrenos. Nuestro trabajo en la Estación Biológica Huitepec-PRONATURA ha sido amablemente permitido por la Biól. R. M. Vidal y el Dr. P. Farías (PRONATURA-Chiapas). Deseamos dedicar este trabajo a la memoria de nuestro maestro, el Dr. Efraím Hernández Xolocotzi (1913-1991), en reconocimiento a sus valiosas contribuciones a la botánica y al estudio de la flora y vegetación de México.

LITERATURA CITADA

Axelrod, D. I. 1952. A theory of angiosperm evolution. Evolution 6: 29-60.

Bárcena, A. 1981. Flora de Veracruz 15. Clethraceae. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz. 17 pp.

Bradbury, J. P., B. Leyden, M. Salgado-Labouriau, W. M. Lewis, Jr., C. Schubert, M. W. Binford, D. G. Frey, D. R. Whitehead, y F. H. Weibezahn. 1981. Late Quaternary environmental history of Lake Valencia, Venezuela. Science 214: 1299-1305.

Breedlove, D. E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (México). In: Graham, A. (ed.). Vegetation and vegetational history of Northern Latin America. Elsevier. Amsterdam. pp. 149-165.
Breedlove, D. E. 1981. Introduction to the Flora of Chiapas. In: Breedlove, D. E. Flora of Chiapas. Part I. The California Academy of Sciences. San Francisco, California. 35 pp.
Brown, J. H. y A. C. Gibson. 1983. Biogeography. Mosby. St. Louis, Missouri. 643 pp.
Carvell, K. L. y E. H. Tryon. 1961. The effect of environmental factors on the abundance of oak regeneration beneath mature oak stands. For. Sci. 7: 98-105.
Collier, G. A. 1976. Planos de interacción del mundo tzotzil: bases ecológicas de la tradición de Los Altos de Chiapas. Instituto Nacional Indigenista. México, D.F. 297 pp.
Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat. 111: 1119-1144.
Crepet, W. L. y K. C. Nixon. 1989a. Earliest megafossil evidence of Fagaceae: phylogenetic and biogeographic implications. Am. J. Bot. 76: 842-855.
Crepet, W. L. y K. C. Nixon. 1989b. Extinct transitional Fagaceae from the Oligocene and their phylogenetic implications. Am. J. Bot. 76: 1493-1505.
de Cserna, Z. 1974. La evolución geológica del panorama fisiográfico actual de México. In: Bonfil, G. (ed.). El escenario geográfico: introducción ecológica. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D.F. pp. 21-56.
Dressler, R. L. 1954. Some floristic relationships between Mexico and the United States. Rhodora 56: 81-95.
Flores, G., J. Jiménez, F. Moncayo, y F. Takaki. 1971. Memoria del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México, D.F. 59 pp.
García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 246 pp.
Gentry, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny?. Ann. Mo. Bot. Gard. 69: 557-593.
Gentry, J. L., Jr. y P. C. Standley. 1974. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany 24, Parte X. 151 pp.
Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club 53: 7-26.
González-Espinosa, M., P. F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, Mexico. J. Veg. Sci. 2: 351-360.
González, L. y M. Fuentes. 1980. El Holoceno de la porción central de la Cuenca del Valle de México. In: Sánchez, F. (ed.). Tercer Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D. F. pp. 113-132.
Graham, A. 1973. History of the arborescent temperate element in the northern Latin American biota. In: Graham, A. (ed.). Vegetation and vegetational history of northern Latin America. Elsevier, Amsterdam. pp. 301-314.
Graham, A. 1975. Late Cenozoic evolution of tropical lowland vegetation in Veracruz, México. Evolution 29: 723-735.
Graham, A. 1976. Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, México. Ann. Mo. Bot. Gard. 63: 787-842.
Graham, A. 1987. Tropical American Tertiary floras and paleoenvironments: Mexico, Costa Rica, and Panama. Am. J. Bot. 74: 1519-1531.
Graham, A. 1988. Some aspects of Tertiary vegetational history in the Gulf/Caribbean region. Trans. 11th Carib. Geol. Conf. 3: 1-18.
Helbig, C. M. A. 1976. Chiapas, geografía de un estado mexicano, Tomo I. Gobierno del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 365 pp.
Hernández-X., E., H. Crum, W. B. Fox y A. J. Sharp. 1951. A unique vegetational area in Tamaulipas. Bull. Torrey Bot. Club 78: 458-463.
Ishiki, M. 1988. Las selvas bajas perennifolias del Cerro Salomón, región de Chimalapa, Oaxaca: flora, comunidades y relaciones fitogeográficas. Tesis de Maestría en Ciencias, Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 201 pp.

Jiménez, O. H. 1984. Bosquejo geológico del área de San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Cuaderno de Trabajo 25, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D.F. 53 pp.
Kam-biu, L. y P. A. Colinvaux. 1985. Forest changes in the Amazon Basin during the last glacial maximum. Nature 318: 556-557.
Keigwin, L.D., Jr. 1978. Pliocene closing of the Isthmus of Panama, based on biostratigraphic evidence from nearby Pacific Ocean and Caribbean Sea cores. Geology 6: 630-634.
Lewin, R. 1984. Fragile forests implied by Pleistocene pollen. Science 226: 36-37.
Marshall, L. G., S. D. Webb, J. J. Sepkoski, Jr. y D. M. Raup. 1982. Mammalian evolution and the great American interchange. Science 215: 1351-1357.
Martin, P. S. y B. E. Harrell. 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. Ecology 38: 468-480.
McCune, B. y C. Cottam. 1985. The successional status of southern Wisconsin oak woods. Ecology 66: 1270-1278.
Miranda, F. 1952. La vegetación de Chiapas. Primera parte. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 334 pp.
Miranda, F. y E. Hernández Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 28: 29-179.
Miranda, F. y A. J. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern México. Ecology 31: 313-333.
Mohler, C. L., P. L. Marks y D. G. Sprugel. 1978. Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. J. Ecol. 66: 599-614.
Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley. New York. 547 pp.
Mulleried, F. K. G. 1957. Geología de Chiapas. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 180 pp.
Nash, D. L. y L. O. Williams. 1976. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany 24, Part XII. 603 pp.
Nee, M. 1981. Flora de Veracruz 20. Betulaceae. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz. 20 pp.
Nee, M. 1986. Flora de Veracruz 49. Solanaceae, Parte I. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz. 191 pp.
Ooosting, H. J. y P. J. Kramer. 1946. Water and light in relation to pine reproduction. Ecology 27: 47-53.
Parra, M. R. (ed.). 1989. El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas. Colección Cuadernos Universitarios No. 18. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 405 pp.
Pickett, S. T. A., S. L. Collins, y J. J. Armesto. 1987. Models, mechanisms, and pathways of succession. Bot. Rev. 53: 335-371.
Potzger, J. E. y B. C. Tharp. 1954. Pollen study of two bogs in Texas. Ecology 35: 462-466.
Puig, H., R. Bracho y V. J. Sosa. 1987. El bosque mesófilo de montaña: composición florística y estructura. In: Puig, H. y R. Bracho (eds.). El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología. México, D.F. pp. 55-79.
Quintana-Ascencio, P. F. 1989. La condición sucesional de dos encinos dominantes (*Quercus laurina* Humb. & Bonpl. y *Q. crispipilis* Trel.) de los bosques de Los Altos de Chiapas. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 142 pp.
Ramírez-Marcial, N. 1989. Banco y lluvia de semillas en la sucesión de bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas. Tesis Profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 139 pp.
Raven, P. H. y D. I. Axelrod. 1975. History of the flora and fauna of Latin America. Am. Sci. 63: 420-429.
Rich, P. V. y T. H. Rich. 1983. The Central American dispersal route: biotic history and paleogeography. In: Janzen, D.H. (ed.). Costa Rican Natural History. University of Chicago Press. Chicago. pp. 12-34.
Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. Science 235: 167-171.

Rzedowski, J. 1965. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la flora de México. Bol. Soc. Bot. Méx. 29: 121-177.
Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D. F. 432 pp.
Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. 1979. Flora fanerogámica del Valle de México. Vol. 1. Compañía Editorial Continental S.A., México, D.F. 403 pp.
Rzedowski, J. y G. C. de Rzedowski. 1985. Flora fanerogámica del Valle de México. Vol. 2. Instituto de Ecología. México, D.F. 674 pp.
Simpson Vuilleumier, B. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. Science 173: 771-780.
Standley, P. C. 1920-1926. Trees and shrubs of Mexico. Contr. U.S. Nat. Herb. 23: 1-1721.
Standley, P. C. y J. A. Steyermark. 1946-1966. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany 24, Partes I (478 pp.), III (432 pp.), IV (493 pp.) y VI (440 pp.)
Standley, P. C. y L. O. Williams. 1961-1975. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany 24, Partes VII (185 y 281 pp.), VIII (210 y 474 pp), X (274 pp.) y XI (151 pp.).
Steyermark, J. A. 1950. Flora of Guatemala. Ecology 31: 368-372.
Sugden, A. M. 1983. Determinants of species composition in some isolated neotropical cloud forests. In: Sutton, S. L., T. C. Whitmore y A. C. Chadwick (eds.). Tropical rain forests: ecology and management. Blackwell. Oxford. pp. 43-55.
Terborgh, J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. Am. Nat. 126: 760-776.
Wagner, P. L. 1962. Natural and artificial zonation in a vegetation cover: Chiapas, Mexico. Geogr. Rev. 52: 253-274.
Webb, D. S. 1977. A history of savanna vertebrates in the New World. Part I. North America. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 355-380.
Wendt, T. 1989. Las selvas de Uxpanapa, Veracruz-Oaxaca, México: evidencia de refugios florísticos cenozoicos. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. Méx. 58 (Serie Botánica): 29-54.
Whitehead, D. R. y E. S. Barghoorn. 1952. Pollen-analytical investigations of Pleistocene deposits from western North Carolina and South Carolina. Ecol. Monogr. 37: 347-369.
Whittaker, R. H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. 23: 41-78.
Whittaker, R. H. 1970. Communities and ecosystems. Macmillan. New York. 160 pp.

AGRADECIMIENTOS

Acta Botánica Mexicana agradece a los siguientes investigadores su colaboración con el Consejo Editorial durante 1992.

Salvador Acosta Castellanos
Luis E. Aguilar Rosas
Thomas H. Atkinson
Stephen Bullock
Robert Bye
Alejandro Castellanos
Fernando Chiang
Robert L. Dressler
Emil Mark Engleman
Miguel Equihua Zamora
Mario Adolfo Espejo Serna
Judith Espinosa
Rafael Fernández Nava
Franz Fuchs
Abisaí García
Calixto León Gómez
Allan Graham
Stephan L. Hatch
Noel H. Holmgren
C. F. Jordan
L. W. Lenz
Ana Rosa López Ferrari
Francisco Lorea
Antonio Lot Helgueras
Socorro Lozano
Beatriz Ludlow-Wiechers
Ariel E. Lugo
Xavier Madrigal Sánchez
John T. Mickel
Michael Nee
Kevin C. Nixon
Martha Ortega
Hermilo Quero
Peter H. Raven
Miloslav Studnicka
Alice F. Tryon
John F. Utley
Javier Valdés
Thelma Villegas
Arthur L. Welden
Thomas L. Wendt

CONSEJO EDITORIAL INTERNACIONAL (CONT.)

COMITE EDITORIAL

Esta revista aparece gracias
al apoyo económico otorgado por
el Consejo Nacional de Ciencia
y Tecnología, México.

Toda correspondencia referente a
suscripción, adquisición de
números o canje, debe dirigirse a:

ACTA BOTANICA MEXICANA

Instituto de Ecología
Centro Regional del Bajío
Apartado Postal 386
61600 Pátzcuaro, Michoacán
México

Suscripción anual:

México N$ 25.00
Extranjero $ 15.00 U.S.D.